



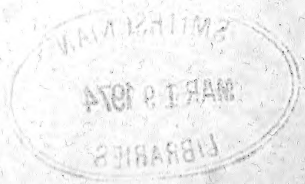
QL
1
R454
SI

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE



REVUE 21121

1000000



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
FÉVRIER 1974



TABLE DES MATIÈRES

Tome 80 — 1973

Fascicule 1

Pages

BÜTTIKER, W. Vorläufige Beobachtungen an augenbesuchenden Schmetterlingen in der Elfenbeinküste. (Mit 17 Figuren und 9 Tabellen)	1-43
GAMA, Maria Manuela da. Systématique évolutive des <i>Pseudosinella</i> . IX (Insecta: Collembola). (Avec 5 figures dans le texte)	45-63
HÖLZEL, Herbert. Zur Revision von Typen europäischer <i>Chrysopa</i> -Arten (Planipennia, Chrysopidae). (Mit 33 Textabbildungen) . .	65-82
KRAPP, FRANZ und Gerolf LAMPEL. Zahnanomalien bei Altweltaffen (Catarrhina). (Mit 19 Textabbildungen und 6 Tabellen)	83-150
LÖBL, Ivan. Revision der Gattung <i>Mina</i> Raffray (Coleoptera, Pselaphidae). (Mit 86 Abbildungen)	151-206
MAHNERT, Volker. Über griechische Pseudoskorpione II: Höhlenpseudoskorpione (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) von Korfu. (Mit 18 Abbildungen)	207-220
BOTOȘANEANU et Fernand SCHMID. Les Trichoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Situation en 1970-1971). (Avec 11 figures dans le texte)	221-256
NOSEK, Josef. Three new species of Protura from Brazil. (With 3 figures)	257-265

Fascicule 2

MAEDER, Anne-Marie. Monogènes et Trématodes parasites d'Amphi- biens en Côte d'Ivoire. (Avec 23 figures et 2 tableaux)	267-322
ARNI, Peter. Vergleichende Untersuchungen an Schlüpfstadien von neun Pulmonaten-Arten (Mollusca, Gastropoda). (Mit 48 Text- abbildungen und Tabellen)	323-402
THEROND, Jean. Contribution à la connaissance de la faunule de Ceylan (Coleoptera-Histeridae). (Deuxième note)	403-410
GILOT, B., G. PAUTOU, R. IMMLER et E. MONCADA. Biotopes suburbains à <i>Dermacentor reticulatus</i> (Fabricius, 1794) (Ixodoidea). (Avec 6 figures)	411-430

	Pages
KUNZ, Yvette W. Changes in lactate dehydrogenase isozyme pattern during the development of <i>Xenopus laevis</i> (Daudin). (With 8 figures)	431-446
BRIEGEL, Hans. Zur Verbreitung der Culicidae (Diptera, Nematocera) in der Schweiz. (Mit 10 Textabbildungen und 1 Tabelle)	447-472
BAUD, François. Biologie et Cytologie de cinq espèces du genre <i>Lonchoptera</i> Meig. (Dipt.) dont l'une est parthénogénétique et les autres bissexuées, avec quelques remarques d'ordre taxonomique. (Avec 1 planche, 46 figures et 2 tables)	473-515
PUTHZ, Volker. A new <i>Geodromicus</i> from Pakistan (Coleoptera, Staphylinidae). (With 3 text-figures)	517-519
ZBINDEN, K. Verhaltensstudien an <i>Serrasalmus nattereri</i> . (Mit 6 Textabbildungen und 2 Tafeln)	521-542
HEUSSER, H. und H. J. BLANKENHORN. Crowding — Experimente mit Kaulquappen aus homo- und heterotypischen Kreuzungen der Phänotypen <i>esculenta</i> , <i>lessonae</i> und <i>ridibunda</i> (<i>Rana esculenta</i> — Komplex, Anura, Amphibia). (Mit 6 Textabbildungen und 13 Tabellen)	543-569
PILLERI, G. Über Knochentumoren (Osteoma durum) bei <i>Pogonias cromis</i> Cuvier (Perciformes, Sciaenidae) von Los Cerros, Uruguay, (Mit 1 Tafel)	571-572
VILLIERS, André. Hémiptères Réduviides cavernicoles du Sud-Ouest africain. (Avec 1 figure dans le texte)	573-576
PUTHZ, Volker. Zwei neue Synonyme in der Gattung <i>Epeorus</i> Eaton (Insecta, Ephemeroptera: Heptageniidae)	577-580
WAHIS, Raymond. Sur une espèce ancienne et mal connue du genre <i>Phauloclavelia</i> Haupt: <i>Pompilus turgidus</i> Tournier 1890 (Hymenoptera: Pompilidae). (Avec 1 carte)	581-585
BRIGNOLI, Paolo Marcello. Un nuovo <i>Althepus</i> dell' India meridionale (Arachnida, Araneae, Ochyroceratidae). (Con 5 figure ed una cartina nel testo)	587-593
PERRET, Jean-Luc. Contribution à l'étude des <i>Panaspis</i> (Reptilia, Scincidae) d'Afrique occidentale avec la description de deux espèces nouvelles. (Avec 7 figures et 6 planches)	595-630
NOSEK, Josef. <i>Gracilentulus neotropicus</i> a new species of Protura from Brazil. (With 10 figures)	631-633
TUPINIER, Yves. Morphologie des poils de Chiroptères d'Europe occidentale par étude au microscope électronique à balayage. (Avec 4 planches, 1 photo dans le texte et 1 tableau)	635-653

Fascicule 3

	Pages
BLANKENHORN, H. J. Zum Stand der Forschung über die Verbreitung der Grünfrösche im Kanton Zürich. (Mit einer Tabelle und einer Abbildung)	656-661
BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER und P. NOTTER. Zur Verbreitung von <i>Rana esculenta</i> Linnaeus und <i>Rana lessonae</i> Camerano im Zürcher Oberland. (Mit 2 Tabellen)	662-666
MÜLLER, K. Ökologische Untersuchungen der Liegezeiten beim Reh (<i>Capreolus capreolus</i>). (Mit einer Abbildung und 2 Tabellen) . .	667-670
BUCHLI, Ch. Konditionsuntersuchungen an Hirschen in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks. (Mit 2 Abbildungen und einer Tabelle)	671-675
PRAZ, Jean-Claude et André MEYLAN. Insectivores et Rongeurs de Basse-Engadine. (Note préliminaire.) (Avec 2 tableaux dans le texte)	675-680
BRUGGER, C. und P. S. CHEN. Über die Feinstruktur des Analorgans bei <i>Drosophila</i> -Larven. (Mit 3 Textabbildungen)	681-684
BAUMANN, H. und P. S. CHEN. Geschlechtsspezifische ninhydrinpositive Substanzen in Adultmännchen von <i>Drosophila funebris</i> . (Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle)	685-690
WALZER, C. et N. SCHÖNENBERGER. Sur le développement du périblaste de l'alevin de truite, <i>Salmo gairdneri</i> Richardson (L.). Etudes ultrastructurale et autoradiographique	691-693
KUNZ, Yvette W. and C. WISE. Ultrastructure of the « oil-droplet » in the retinal twin-cone of <i>Lebistes reticulatus</i> (Peters). Preliminary results. (With 5 figures)	694-698
KUNZ, Yvette W. and C. REGAN. Histochemical investigations into the lipid nature of the oil-droplet in the retinal twin-cones of <i>Lebistes reticulatus</i> (Peters). (With 5 figures)	699-703
ACHERMANN, J. und P. TARDENT. Untersuchungen zum Problem des Nematocyten-Nachschubs bei <i>Cladonema radiatum</i> (Hydrozoa). (Mit 3 Abbildungen und einer Tabelle)	704-712
DUELLI, Peter. Astrotaktisches Heimfindevermögen tragender und getragener Ameisen (<i>Cataglyphis bicolor</i> Fabr., Hymenoptera, Formicidae). (Mit 5 Abbildungen)	712-719
KLEIBER, H. und B. NIEVERGELT. Biberfrassspuren im Uferwald der Nussbaumer Seen (Thurgau). (Mit 5 Tabellen)	719-725

Fascicule 4

	Pages
WAGNER, G. Verfolgung von Brieftauben im Helikopter II. (Mit 6 Abbildungen)	727-750
WENT, Dirk F. Beziehungen zwischen Ovarkapazität, Mutterlarvenlänge und Nachkommenzahl bei der paedogenetischen Gallmücke <i>Heteropeza pygmaea</i> (Dipt., Itonididae). (Mit 4 Abbildungen) . .	751-761
THALER, Konrad und Anton POLENEC. <i>Stygohyphantes</i> (?) <i>noricus</i> n. sp., eine neue Baldachinspinne aus Österreich (Arachnida, Aranei, Linyphiidae). (Mit 30 Abbildungen)	763-771
HLISNIKOVSKY, Josef. Beitrag zur Kenntnis der Liodidae/Coleoptera/Afrikas. (Mit 15 Abbildungen)	773-784
LISLE, Melchior O. de. Troisième note sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus. (Avec 11 figures dans le texte) . .	785-804
ŠILHAVÝ, Vladimír. Ein neuer Höhlen-Weberknecht aus Ceylon (Arach., Opiliones, Biantinae). (Mit 4 Abbildungen)	805-807
HUNKELER, Pierre. Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta. (Avec 36 figures, 1 planche et 10 tableaux)	809-930
SPEICH, Jürg. Untersuchungen über die embryonale Muskelentwicklung bei <i>Periplaneta americana</i> L. (Blattaria) und bei <i>Antheraea pernyi</i> Guer. (Lepidoptera). (Mit 9 Tafeln und 4 Abbildungen) .	931-970
STOCKER, Reinhard. Die Entwicklung der ventralen Ganglienketten bei der Arbeiterinnenkaste von <i>Myrmica laevinodis</i> Nyl. (Hym., Form.). (Mit 8 Tafeln und 12 Abbildungen)	971-1029

INDEX DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Pages

ACHERMANN, J. und P. TARDENT. Untersuchungen zum Problem des Nematocyten-Nachschubs bei <i>Cladonema radiatum</i> (Hydrozoa). (Mit 3 Abbildungen und einer Tabelle)	704-712
ARNI, Peter. Vergleichende Untersuchungen an Schlüpfstadien von neun Pulmonaten-Arten (Mollusca, Gastropoda). (Mit 48 Textabbildungen und Tabellen)	323-402
BAUD, François. Biologie et Cytologie de cinq espèces du genre <i>Lonchoptera</i> Meig. (Dipt.) dont l'une est parthénogénétique et les autres bissexuées, avec quelques remarques d'ordre taxonomique. (Avec 1 planche, 46 figures et 2 tables)	473-515
BAUMANN, H. und P. S. CHEN. Geschlechtsspezifische ninhydrinpositive Substanzen in Adultmännchen von <i>Drosophila funebris</i> . (Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle)	685-690
BLANKENHORN, H. J. Zum Stand der Forschung über die Verbreitung der Grünfrösche im Kanton Zürich. (Mit einer Tabelle und einer Abbildung)	656-661
BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER und P. NOTTER. Zur Verbreitung von <i>Rana esculenta</i> Linnaeus und <i>Rana lessonae</i> Camerano im Zürcher Oberland. (Mit 2 Tabellen)	662-666
BLANKENHORN, H. J., voir HEUSSER, H.	
BOTOȘANEANU et Fernand SCHMID. Les Trichoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Situation en 1970-1971). (Avec 11 figures dans le texte)	221-256
BRIEGEL, Hans. Zur Verbreitung der <i>Culicidae</i> (Diptera, Nematocera) in der Schweiz. (Mit 10 Textabbildungen und 1 Tabelle)	447-472
BRIGNOLI, Paolo Marcello. Un nuovo <i>Althepus</i> dell' India meridionale (Arachnida, Araneae, Ochyroceratidae). (Con 5 figure ed una cartina nel testo)	587-593
BRUGGER, C. und P. S. CHEN. Über die Feinstruktur des Analorgans bei <i>Drosophila</i> -Larven. (Mit 3 Textabbildungen)	681-684
BUCHLI, Ch. Konditionsuntersuchungen an Hirschen in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks. (Mit 2 Abbildungen und einer Tabelle)	671-675

	Pages
BÜTTIKER, W. Vorläufige Beobachtungen an augenbesuchenden Schmetterlingen in der Elfenbeinküste. (Mit 17 Figuren und 9 Tabellen)	1-43
CHEN, P. S., voir BAUMANN, H.	
CHEN, P. S., voir BRUGGER, C.	
DUELLI, Peter. Astrotaktisches Heimfindevermögen tragender und getragener Ameisen (<i>Cataglyphis bicolor</i> Fabr., Hymenoptera, Formicidae). (Mit 5 Abbildungen)	712-719
GAMA, Maria Manuela da. Systématique évolutive des <i>Pseudosinella</i> . IX (Insecta: Collembola). (Avec 5 figures dans le texte)	45-63
GILOT, B., G. PAUTOU, R. IMMLER et E. MONCADA. Biotopes suburbains à <i>Dermacentor reticulatus</i> (Fabricius, 1794) (Ixodoidea). (Avec 6 figures)	411-430
HEUSSER, H. und H. J. BLANKENHORN. Crowding — Experimente mit Kaulquappen aus homo- und heterotypischen Kreuzungen der Phänotypen <i>esculenta</i> , <i>lessonae</i> und <i>ridibunda</i> (<i>Rana esculenta</i> — Komplex, Anura, Amphibia). (Mit 6 Textabbildungen und 13 Tabellen)	543-569
HEUSSER, H., voir BLANKENHORN, H. J.	
HLISNIKOVSKY, Josef. Beitrag zur Kenntnis der Liodidae/Coleoptera/ Afrikas. (Mit 15 Abbildungen)	773-784
HÖLZEL, Herbert. Zur Revision von Typen europäischer <i>Chrysopa</i> -Arten (Planipennia, Chrysopidae). (Mit 33 Textabbildungen) . .	65-82
HUNKELER, Pierre. Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta. (Avec 36 figures, 1 planche et 10 tableaux)	809-930
IMMLER, R., voir GILOT, B.	
KLEIBER, H. und B. NIEVERGELT. Biberfrassspuren im Uferwald der Nussbaumer Seen (Thurgau). (Mit 5 Tabellen)	719-725
KRAPP, Franz und Gerolf LAMPEL. Zahnanomalien bei Altweltaffen (Catarrhina). (Mit 19 Textabbildungen und 6 Tabellen)	83-150
KUNZ, Yvette W. Changes in lactate dehydrogenase isozyme pattern during the development of <i>Xenopus laevis</i> (Daudin). (With 8 figures)	431-446
KUNZ, Yvette W. and C. REGAN. Histochemical investigations into the lipid nature of the oil-droplet in the retinal twin-cones of <i>Lebistes reticulatus</i> (Peters). (With 5 figures)	699-703
KUNZ, Yvette W. and C. WISE. Ultrastructure of the « oil-droplet » in the retinal twin-cone of <i>Lebistes reticulatus</i> (Peters). Preliminary results. (With 5 figures)	694-698
LAMPEL, G., voir KRAPP, F.	

LISLE, Melchior O. de. Troisième note sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus. (Avec 11 figures dans le texte) . .	785-804
LÖBL, Ivan. Revision der Gattung <i>Mina</i> Raffray (Coleoptera, Pselaphidae). (Mit 86 Abbildungen)	151-206
MAEDER, Anne-Marie. Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte-d'Ivoire. (Avec 23 figures et 2 tableaux)	267-322
MAHNERT, Volker. Über griechische Pseudoskorpione II: Höhlenpseudoskorpione (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) von Korfu. (Mit 18 Abbildungen)	207-220
MEYLAN, A., voir PRAZ, J.-Cl.	
MONCADA, E., voir GILOT, B.	
MÜLLER, K. Ökologische Untersuchungen der Liegezonon beim Reh (<i>Capreolus capreolus</i>). (Mit einer Abbildung und 2 Tabellen) . .	667-670
NIEVERGELT, B., voir KLEIBER, H.	
NOSEK, Josef. Three new species of Protura from Brazil. (With 3 figures)	257-265
NOSEK, Josef. <i>Gracilentulus neotropicus</i> a new species of Protura from Brazil. (With 10 figures)	631-633
NOTTER, P., voir BLANKENHORN, H. J.	
PAUTOU, G., voir GILOT, B.	
PERRET, Jean-Luc. Contribution à l'étude des <i>Panaspis</i> (Reptilia, Scincidae) d'Afrique occidentale avec la description de deux espèces nouvelles. (Avec 7 figures et 6 planches)	595-630
PILLERI, G. Über Knochentumoren (Osteoma durum) bei <i>Pogonias cromis</i> Cuvier (Perciformes, Sciaenidae) von Los Cerros, Uruguay, (Mit 1 Tafel)	571-572
POLENEC, A., voir THALER, K.	
PRAZ, Jean-Claude et André MEYLAN. Insectivores et Rongeurs de Basse-Engadine. (Note préliminaire.) (Avec 2 tableaux dans le texte)	675-680
PUTHZ, Volker. A new <i>Geodromicus</i> from Pakistan (Coleoptera, Staphylinidae). (With 3 text-figures)	517-519
PUTHZ, Volker. Zwei neue Synonyme in der Gattung <i>Epeorus</i> Eaton (Insecta, Ephemeroptera: Heptageniidae)	577-580
REGAN, C., voir KUNZ, Y. W.	
SCHMID, F., voir BOTOȘANEANU.	
SCHÖNENBERGER, N., voir WALZER, C.	
ŠILHAVÝ, Vladimír. Ein neuer Höhlen-Weberknecht aus Ceylon (Arach., Opiliones, Biantinae). (Mit 4 Abbildungen)	805-807
SPEICH, Jürg. Untersuchungen über die embryonale Muskelentwicklung bei <i>Periplaneta americana</i> L. (Blattaria) und bei <i>Antheraea pernyi</i> Guer. (Lepidoptera). (Mit 9 Tafeln und 4 Abbildungen) .	931-970

	Pages
STOCKER, Reinhard. Die Entwicklung der ventralen Ganglien- kette bei der Arbeiterinnenkaste von <i>Myrmica laevinodis</i> Nyl. (Hym., Form.). (Mit 8 Tafeln und 12 Abbildungen)	971-1029
TARDENT, P., voir ACHERMANN, J.	
THALER, Konrad und Anton POLENEC. <i>Stygohyphantes</i> (?) <i>noricus</i> n. sp., eine neue Baldachinspinne aus Österreich (Arachnida, Aranei, Linyphiidae). (Mit 30 Abbildungen)	763-771
THEROND, Jean. Contribution à la connaissance de la faunule de Ceylan (Coleoptera-Histeridae). (Deuxième note)	403-410
TUPINIER, Yves. Morphologie des poils de Chiroptères d'Europe occi- dentale par étude au microscope électronique à balayage. (Avec 4 planches, 1 photo dans le texte et 1 tableau)	635-653
VILLIERS, André. Hémiptères Réduviides cavernicoles du Sud-Ouest africain. (Avec 1 figure dans le texte)	573-576
WAGNER, G. Verfolgung von Brieftauben im Helikopter II. (Mit 6 Abbildungen)	727-750
WAHIS, Raymond. Sur une espèce ancienne et mal connue du genre <i>Phauloclavelia</i> Haupt: <i>Pompilus turgidus</i> Tournier 1890 (Hyme- noptera: Pompilidae). (Avec 1 carte)	581-585
WALZER, C. et N. SCHÖNENBERGER. Sur le développement du péri- blaste de l'alevin de truite, <i>Salmo gairdneri</i> Richardson (L.). Etudes ultrastructurale et autoradiographique	691-693
WENT, Dirk F. Beziehungen zwischen Ovarkapazität, Mutterlarven- länge und Nachkommenzahl bei der paedogenetischen Gall- mücke <i>Heteropeza pygmaea</i> (Dipt., Itonididae). (Mit 4 Abbil- dungen)	751-761
WISE, C., voir KUNZ, Y. W.	
ZBINDEN, K. Verhaltensstudien an <i>Serrasalmus nattereri</i> . (Mit 6 Text- abbildungen und 2 Tafeln)	521-542

L
R 454
SI
Tome 80

NH
Fascicule 1

1973

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

MAI 1973

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 80 — FASCICULE 1

Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

FRANÇOIS BAUD

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Comité de lecture

H. EPPENBERGER — Ecole polytechnique fédérale de Zurich

H. GLOOR — Université de Genève

H. A. GUÉNIN — Université de Lausanne

C. MERMOD — Université de Neuchâtel

A. SCHOLL — Université de Berne

J. SCHOWING — Université de Fribourg

W. STINGELIN — Université de Bâle

V. ZISWILER — Université de Zurich

Le Président de la Société suisse de Zoologie

Le Directeur du Muséum de Genève et de la Revue suisse de Zoologie

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.—

UNION POSTALE Fr. 230.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées
à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,
Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Vorläufige Beobachtungen an augenbesuchenden Schmetterlingen in der Elfenbeinküste

W. BÜTTIKER

Mit 17 Figuren und 9 Tabellen

SYNOPSIS	2
1. EINFÜHRUNG	2
2. LAND	6
2.1 Geographische Lage	6
2.2 Klima	6
2.3 Vegetation der Savannengürtel	8
3. ALLGEMEINE BEMERKUNGEN	9
4. AUGENBESUCHENDE SCHMETTERLINGE	12
4.1 Noctuidae	14
4.2 Pyralidae	24
4.3 Geometridae	26
5. SUSPEKTE ARTEN	27
6. SCHMETTERLINGSWIRTE	31
7. ÖKOLOGISCHE VERHÄLTNISSE	32
8. SCHLUSSFOLGERUNGEN	38
9. RÉSUMÉ. SUMMARY	40
10. LITERATUR	41

SYNOPSIS

Acht Arten von augenbesuchenden Schmetterlingen mit nächtlicher Lebensweise wurden anlässlich einer Expedition in der Elfenbeinküste zum ersten Male als Augen-Parasiten auf Säugetieren gefunden. Von diesen Lepidopteren gehören fünf den Noctuiden, zwei den Pyraliden und eine den Geometriden an. Zusätzlich fanden wir noch acht suspekte Arten, von denen sechs den Pyraliden und zwei den Sphingiden angehören.

Vergleichende Untersuchungen wurden über die entsprechenden Biotope durchgeführt. Die Verbreitung der einzelnen Arten und das Wirtsspektrum dieser Augenparasiten werden im vorliegenden Artikel rapportiert, wobei auch die Angaben aus dem übrigen Afrika einbezogen wurden. Über die von uns in der Elfenbeinküste erfolgten Untersuchungen betr. Augenschmetterlinge als Überträger der Keratoconjunctivitis epidemica bei Rindern wird anderorts berichtet.

1. EINFÜHRUNG

Eine erste Zusammenfassung über das augenbesuchende Verhalten von Noctuiden in Afrika wurde von REID (1954) gegeben. Eine weitere zusammenfassende Arbeit stammt von BÜTTIKER und WHELLAN (1966) mit Einschluss der von du Toit und dem Landwirtsch. Dept. von Süd-Afrika erwähnten Angaben. Zusätzliche Einzelbeobachtungen kennen wir von GUILBRIDE et al. (1959) aus Ost-Afrika und Lewis (1960) vom Sudan.

Im Gegensatz zu den früheren Literatur-Hinweisen ist festzustellen, dass die erste Beobachtung in Afrika, welche über die Zusammenhänge zwischen Augenschmetterlingen und Säugetieren unseres Wissens je gemacht wurde, von de JOANNIS (1911) aus Guinea stammt, wo *Arcyophora longivalvis* Guen. und *A. zanderi* Feld. an Pferdeaugen Tränenflüssigkeit aufnahmen. Auf diese erste Beobachtung hat BÜTTIKER (1971) im Bericht über vorläufige Funde in Nigeria schon hingewiesen.

Was die Verbreitung und Biologie der Augenschmetterlinge in Asien anbetrifft, sind seit 1959 verschiedene Publikationen erschienen. Wie daraus hervorgeht, waren die Beobachtungen von BÜTTIKER in Cambodscha (1959) die ersten auf diesem Kontinent. Weitere Arbeiten folgten von Thailand, Ceylon, Indien, Nepal und Ost-Pakistan (BÜTTIKER, 1962—1969), BÄNZIGER und BÜTTIKER (1969), BÄNZIGER (1968, 1970, 1973), letztere Arbeit auch über Malaya. Augenschmetterlinge waren in der Elfenbeinküste bis zu unserem Besuch noch unbekannt. Die

vorliegende Arbeit umfasst die Resultate, welche im Verlaufe einer Expedition¹ in der Republik Elfenbeinküste nach folgendem Reiseprogramm erhalten wurden: (Siehe auch Fig. 1)

26.—31. März	Adiopodoumé	10 m ü.M.
1. April	Bouaké	364 m ü.M.
2. April	Korhogo	381 m ü.M.
3.— 9. April	Bouaké	364 m ü.M.
10.—12. April	Abokouamékro	160 m ü.M.
13.—16. April	Bouaké	364 m ü.M.
17.—21. April	Korhogo	381 m ü.M.
22.—23. April	Bouaké	364 m ü.M.
24.—26. April	Abidjan	5 m ü.M.

Die Expedition wurde während des Überganges von der Trocken-zur Regenzeit durchgeführt. Es wurde auch speziell darauf geachtet, dass Untersuchungen in den verschiedenen Vegetationsgürteln unternommen werden konnten, um einen Einblick in die entsprechenden Biotope und deren Zugehörigkeit zu den Pflanzenassoziationen und der darin vorkommenden augenbesuchenden Schmetterlingen zu erhalten.

Systematisch betriebene Arbeiten in Afrika, für diesen Zweck, kamen vor unserer Untersuchung in der Elfenbeinküste nicht zur Durchführung. Es war deshalb wünschenswert, entsprechende Feldbeobachtungen auf diesem Kontinent auszuführen, um so über das Arten- und Familienspektrum, ihre relative Häufigkeit sowie ihrer zugehörigen Säugetierwirte erste detaillierte Resultate zu erhalten.

Es ist vorgesehen die Beziehungen zwischen den pflanzensoziologischen/bioklimatischen Bedingungen und dem Vorbereitungsgebiet der verschiedenen Augenschmetterlinge in Afrika und Asien gesamthaft in einer gesonderten Studie zu analysieren und synthetisieren (BÜTTIKER, in Vorbereitung).

Zusätzlich wurden erste Untersuchungen über die mechanische Übertragung von Keratoconjunctivitis epidemica beim Rind durch die Augenschmetterlinge begonnen. Die Resultate werden an anderer Stelle publiziert (NICOLET und BÜTTIKER, 1973).

Im Verlaufe der letzten Jahre war es dem Autor möglich, verschiedene Insektensammlungen zu konsultieren, um ein erweitertes Bild über die Fundorte der einzelnen Arten und ihre Verbreitung in Afrika zu erhalten. So wurde die Gelegenheit benützt, die in folgenden Lepidopterensammlungen vorhandenen Augenschmetterlinge zu notieren:

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Gesuch No. 3.88.69.

British Museum (Nat. Hist.), London; Messrs D.S. Fletcher, A.H. Hayes, I. Nye, M. Shaffer;

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; M. P. Viette;

Muséum d'Histoire naturelle, Genève; Dr V. Aellen;

Collection entomologique, ORSTOM, Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.

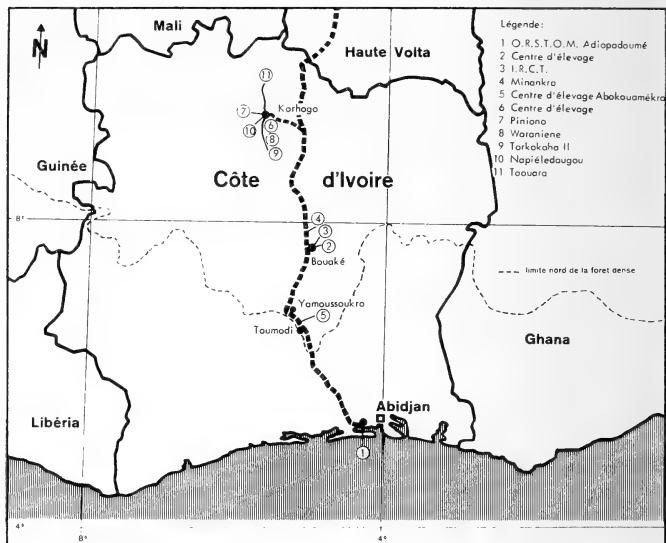


FIG. 1.

Karte der Elfenbeinküste. Reiseroute und Sammelorte, Expedition 1970.

Eine noch unbestimmte Lepidopterensammlung aus Guinea von den Herren Dr M. Mrázek und T. Kerecká im Moravské Museum, Brno, konnten wir dank dem Entgegenkommen von Herrn Dr Stehlik und Prof. D. Povolny, Brno, besichtigen. Sie enthielt nebst Exemplaren von *Arcyophora patricula*, einem Exemplar von *Filodes costivitalis*¹ Guén. aus Beyla, auch noch eine unbestimmte *Filodes* sp. in 2 Exemplaren von Guékédou. Alle Exemplare waren ohne Indikation betreffend Wirtstiere.

Die gewonnenen Informationen sind in den Paragraphen über die Verbreitung der einzelnen Arten mit einbezogen worden.

¹ Eventuell als suspekta Art zu betrachten.

Als Ergänzung kann hier noch erwähnt werden, dass elf verschiedene Arten zu den Pyraliden, Notodontidae, Geometridae und Sphingidae gehörend von SHANNON (1928) als Augenbesucher in Misiones, Argentinien, gemeldet wurden, mit der Bemerkung, dass durch die Irritation der Augen manchmal *temporäre Blindheit* verursacht wird. Es sind dies:

Pyralidae

Pyrausta sp.

Notodontidae

Crinodes beskei Hb.

Sphingidae

Xylophanes tersa L.

Geometridae

Pergama polygonaria H.S.

P. speciosata Gn.

P. pumaria Feld.

Meticulodes xylinaria Gn.

Pero stolidata Gn.

P. maculicosta Warr.

Dichromatopodia deflexa Warr.

Pterocypha tabascana Schaus.

Einen weiteren Hinweis geben COLLENETTE und TALBOT (1928) über das Vorkommen von Augenbesuchern aus dem Matto Grosso, Brasilien, wo sie verschiedene Exemplare einer Geometridenart auf einem Pferd beobachteten. Ophthalmotrope Lepidopteren sind also bis jetzt aus Afrika, Süd-Amerika und Asien bekannt geworden.

Wir möchten diese Einführung nicht schliessen ohne den vielen Freunden und Kollegen für ihre Mithilfe, welche zum guten Gelingen der Expedition beigetragen haben, recht herzlich zu danken.

Es sind vor allem:

Dr J. A. Ajuziogu, Centre d'élevage, Bouaké;

Prof. A. Äschlimann, Université, Fribourg;

M. F. Atélé, Abidjan;

Prof. J. Baer, Université, Neuchâtel;

M. P. Betsche, BIRD, Abidjan;

M. E. de Bros, Ciba-Geigy A.G., Basel;

M. R. Cadot, Minankro, Bouaké;

Dr P. Chalumeau, Ministère de la Production animale, Abidjan;

M^{lle} H. Dujardil, Centre suisse de Recherches, Adiopodoumé;

Dr G. Eichenberger, Schweiz. Tropeninstitut, Basel;

Mr. D. S. Fletcher, British Museum (Nat. Hist.), London;

Mr. A. H. Hayes, British Museum (Nat. Hist.), London;

Prof. Dr R. Hess, Ciba-Geigy A.G., Basel;

Prof. H. Huggel, Université, Genève;

M. et M^{me} P. Hunkeler, Centre suisse de Recherches, Adiopodoumé;

Dr and M^{me} P. Lindlay und ihre Söhne Robert und Rogers, PNUD, Korhogo;
Dr J. Mathon, Minankro, Bouaké;
Mr. C. Renwart, Ranch Abokouamékro;
M. R. Rüegg, Abidjan;
M. E. Tidori, Centre d'élevage, Bouaké;
M. P. Viette, Musée d'Histoire naturelle, Paris;

und unsere afrikanischen Assistenten, die mitgeholfen haben das Material im Felde einzusammeln.

Mein Dank geht speziell an meine liebe Frau, welche im Labor und im Felde stets mitgewirkt und so zum Erfolg des Unternehmens viel beigetragen hat.

2. LAND

Die wichtigsten geographischen, klimatologischen und oekologischen Charakteristiken der Elfenbeinküste sind in verschiedenen Publikationen aufgeführt (RAHM, 1954; ÄSCHLIMANN, 1967). Im folgenden werden die in unserem Zusammenhange erwähnenswerten Angaben resumiert.

2.1 Geographische Lage

Die Elfenbeinküste liegt zwischen dem 4ten und 11ten nördlichen Breitengrad und bedeckt eine Oberfläche von ca. 320.000 km². Die vier wichtigen Flüsse ergiessen sich, in der Nord-Südrichtung gegen die Küste abfallend, in den Golf von Guinea. Im allgemeinen ist das gesamte Land ohne grosse Relief-Unterschiede, mit Ausnahmen in der Gegend von Man, wo auch der höchste Berg der Elfenbeinküste, der Mt. Tonkuy (1250 m ü.M.), sich befindet. In den übrigen Landesgegenden finden wir nur vereinzelte Granit- und Basaltrücken.

Von der Küste an der Ostgrenze, parallel zur Meeresküste, verläuft eine Kette von Lagunen mit zahlreichen Verzweigungen.

2.2 Klima (Fig. 2)

Für unsere entomologischen Betrachtungen spielen die verschiedenen Klimata des Landes eine bedeutende Rolle, denn diese beeinflussen die Vegetationstypen, die zu diesen gehörenden Pflanzenarten und somit auch die daran abhängige entomologische Fauna.

Man unterscheidet drei Hauptklimatypen von Norden nach Süden, nämlich:

Süd-sudanisches Klima
Sub-äquatoriales Klima
Äquatoriales Klima

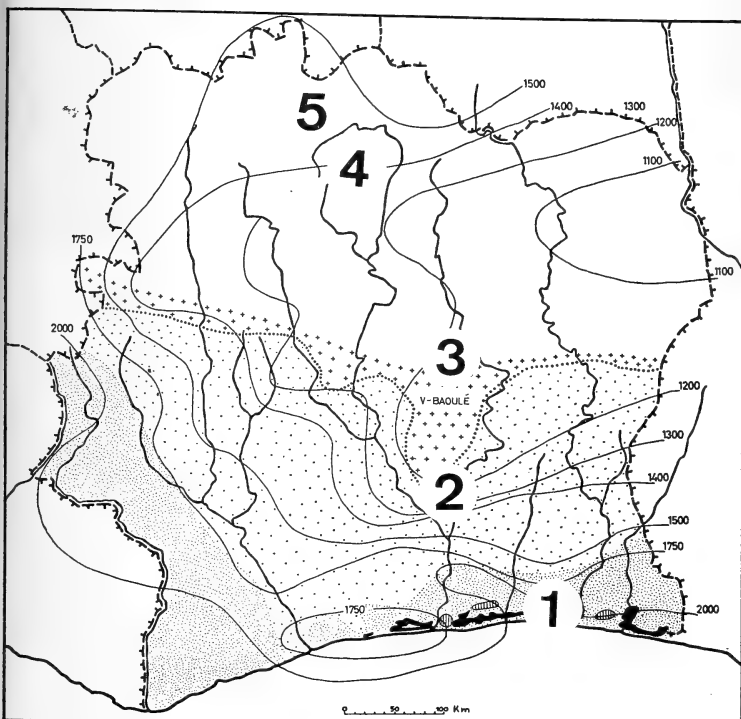


FIG. 2.

Verbreitung der Regen- und Vegetationsgürtel. Dicht punktiert: Regenwald; schwach punktiert: mesophiler Regenwald; gestrichelt: Littoral Savanne; gekreuzte Zone: Südl. Guinea Savanne; Weisse Zone: Nördl. Guinea Savanne. 1. Abidjan, 2. Abokouamékro, 3. Bouaké, 4. Korhogo, 5. Taouara (Nach ÄSCHLMANN, 1967, ergänzt).

Die nachfolgenden Ausführungen sind der Zusammenfassung von ÄSCHLMANN (1967) entnommen.

„Le climat sud-soudanais est caractérisé par une seule saison des pluies (de juin à octobre), une humidité annuelle moyenne plutôt basse (66%) et des températures à grande amplitude (maximum: 40° C; minimum: 10° C). Un vent

particulièrement desséchant, l'harmattan, peut subitement déferler sur ces régions pendant la saison sèche. En conséquence, l'hygromètre enregistre des chutes spectaculaires. C'est alors que certaines espèces de la faune, sensibles aux variations extrêmes à un moment ou l'autre de leur existence, ont besoin de pouvoir s'abriter dans des repaires bien protégés où les conditions microclimatiques restent relativement constantes.

Le climat sub-équatorial règne dans le centre de la Côte d'Ivoire, en pays baoulé, d'où ce qualificatif de „baouléen“ qu'on lui donne parfois. Il présente une humidité relative moyenne plus haute que dans le Nord (70 %), car l'influence des moussons du Sud-Ouest est perceptible jusque dans ces régions. On y distingue deux saisons de pluies: une courte, de mars à mai, et une longue, de juillet à novembre. Les températures peuvent alors descendre à 14° C. Par contre, au plus fort de la saison sèche, elles atteignent 37° C.

Tout le Sud de la Côte d'Ivoire est soumis au climat équatorial. Les vents du large y entretiennent un régime de mousson et poussent sur la côte de grandes masses d'air saturées d'eau. L'humidité, sur tout le territoire côtier, est toujours très haute, même en saison sèche.

Les caractéristiques principales de ce climat sont les suivantes:

- a. La moyenne annuelle de l'humidité relative est haute (80 %). Celle de la température est de 27° C.
- b. La moyenne annuelle des précipitations atteint et peut même dépasser les 2000 mm.
- c. Présence de deux saisons des pluies (grande saison des pluies de mai à juillet et petite saison des pluies d'octobre à fin novembre).“

2.3 *Vegetation der Savannengürtel*

Wir finden in der Elfenbeinküste drei hauptsächliche Vegetationstypen vor, nämlich nach MIÈGE (1954)

— Savannen:

- a. littorale und sublittorale Savannen
- b. Guinea Savannen oder sog. „savanes baoulé et préforestière“
- c. „savanes et forêts claires sub-soudanaises et soudanaises méridionales“

— Regenwälder

— Littoral

In unserem Zusammenhang interessieren uns vor allem die Vegetationsverhältnisse in den Savannengebieten, da die Augenschmetterlinge in den Zonen der Guinea Savanne und Sudan Savanne vorkommen.

Auf die detaillierten Vegetationsverhältnisse werden wir in der ökologischen und bioklimatologischen Studie (BÜTTIKER, in Vorbereitung) eingehen, welche sich auf die asiatischen und afrikanischen Augenschmetterlinge bezieht.

3. ALLGEMEINE BEMERKUNGEN

An den eingangs erwähnten Beobachtungen und Publikation über Augenschmetterlinge in Afrika geht hervor, dass noch keine systematisch durchgeführten Untersuchungen aus diesem Kontinent vorliegen. Es konnte aber aufgrund der vorliegenden Informationen angenommen werden, dass zumindest einige Arten der Noctuiden-Gattung *Arcyophora* auch in der Côte d'Ivoire vorkommen. Ausserdem konnte vermutet werden, dass von andern Familien, wie z.B. Pyraliden und Geometriden, früher nicht beobachtete Vertreter vorkommen könnten.

Alle augenbesuchenden Schmetterlinge haben eine strikte nächtliche Lebensweise und treten jeweils nach Einbrechen der Dunkelheit auf. Die an *A. sylvatica* Bütt. und *Lobocraspis griseifusa* Hpsn. in Asien gemachten Beobachtungen zeigen, dass diese Schmetterlinge während der ganzen Nacht aktiv sind und vor dem Sonnenaufgang in der umliegenden Vegetation ein Versteck suchen (BÜTTIKER, 1959, 1964a).

Die Schmetterlinge fliegen direkt auf die Augen zu, oder auch etwas unterhalb der Augen, um sich anschliessend an den Augenrand zuzubewegen. Am Auge selbst bleibt das Insekt für längere Zeit, d.h. 10—20 Minuten und mehr.

Die Proboscis wird auf die Cornea, oder an die Augenränder und Augenwinkel angestzt. Auch wird der Rüssel zwischen Auge und Augenlid bis zu ca. 5 mm tief eingeführt, meist in den Conjunctival-Sack (Fig. 3), um Tränenflüssigkeit und Eiter aufzunehmen.

Die früher erwähnte Blutaufnahme ist wohl mehr oder weniger zufälliger Natur. So konnten in Cambodia auf Mitteldarmausstrichen (BÜTTIKER, 1959) mit Hilfe der J.B.S.-Färbemethode Erythrocyten nachgewiesen werden. BÄNZIGER (1972, Diss.) berichtet noch von weiteren Möglichkeiten von Blutaufnahmen, abgesehen von der eigentlichen „skin-piercing, blood-sucking“ Ernährungsweise von *Calpe (Calyptra) eustrigata* (BÄNZIGER, 1968, 1970).

In Thailand sogen auf frischen Wunden in der Rückernregion bei Pferden einige Exemplare von *Pionea damastesalis* und *Lobocraspis griseifusa* Blut. Es wird vermutet, dass bei stark vereiterten Augen, hervorgerufen z.B. durch Keratoconjunctivitis epidemica, gelegentlich nebst Eiter auch aus dem purulenten Gewebe Blut aufgenommen werden kann. Detaillierte Untersuchungen sind aber noch ausstehend. Die Saugtätigkeit der Schmetterlinge scheint die Wirtstiere nicht allzu stark zu belastigen, denn mehrere Exemplare dieser Parasiten verbleiben oft über

längere Zeit saugend am Auge. Die beobachteten Rinder blinken zwar hin und wieder mit den Augen, was gelegentlich ein Wegfliegen einzelner Schmetterlinge verursacht. Die Augenbesucher kehren jedoch unverzüglich auf denselben Wirt



FIG. 3.

Arcyophora patricula am Auge eines Rindes Flüssigkeit saugend. Bouaké.

zurück oder suchen sich ein benachbartes Tier auf. Es ist zu erwähnen, dass auch schlafende Rinder mit geschlossenen Augen von Schmetterlingen besucht werden; der Rüssel gelangt oft an den Meniskus des Randes zwischen das Ober- und Unterlid oder im Augenwinkel auf die Cornea.

Offensichtlich bewirken die oszillierenden Bewegungen des Rüssels eine gewisse Irritation des Auges, was einen erhöhten Tränenfluss zur Folge hat. Die

Aufnahme der Flüssigkeit ergibt auch bei den Schmetterlingen eine gesteigerte Darmentleerung in Form von klaren Tröpfchen, wie sie schon früher erwähnt wurden (REID, 1954).

Verschiedentlich wurde auch bei *A. patricula* beobachtet, dass die Einzel-exemplare nach der Aufnahme von Tränenflüssigkeit und Eiter meist auf der Stirne der Kühe, oder in der näheren Umgebung des Tieres, für eine gewisse Zeit ausruhten, bevor sie wieder zur Nahrungsaufnahme zurückflogen. Um genauere Anhaltspunkte über die effektiven Nahrungsbestandteile zu erhalten, wurden einige in der Elfenbeinküste eingesammelte Exemplare von *A. patricula*, *A. longivalvis*, *A. zanderi* und *Nephele peneus* mit Hilfe von Mikrotomschnitten untersucht. Die Ergebnisse werden in einer gesonderten Publikation veröffentlicht.

Was die Frage der Präferenz für kranke Wirtstiere mit starkem Tränenfluss anbetrifft, bestehen unterschiedliche Ansichten (REID, 1954). In dieser Beziehung haben wir in der Elfenbeinküste Beobachtungen angestellt; diesen Aspekten kommen praktische Bedeutung zu, da verschiedentlich Vermutungen ausgesprochen wurden, dass Augenbesucher mögliche Überträger von Tierkrankheiten sein können.

Zur Abklärung dieser Frage wurden in Bouaké tags die Rinder mit Symptomen der Keratokonjunctivitis (verschiedene Stadien) inspiziert und markiert. Die darauf nachts erfolgten Auszählungen an infizierten und gesunden Augen haben in Bouaké und Piniono eine Präferenz der Schmetterlinge ergeben, wie dies aus folgendem Zahlenmaterial hervorgeht:

1. Bouaké 13. April 1971			
Auf 5 gesunden Augen	durchschnittlich	0.2	Schmetterlinge
Auf 5 kranken Augen	durchschnittlich	1.2	Schmetterlinge
2. Minankro Bouaké 14. April 1971			
Auf 3 gesunden Augen	durchschnittlich	0.3	Schmetterlinge
Auf 7 kranken Augen	durchschnittlich	1.3	Schmetterlinge
3. Piniono 18. April 1971			
Auf 6 gesunden Augen	durchschnittlich	0.3	Schmetterlinge
Auf 6 kranken Augen	durchschnittlich	1.6	Schmetterlinge

Nähere Einzelheiten werden bei NICOLET und BÜTTIKER (in Vorbereitung) veröffentlicht.

Es zeigte sich auch, dass neugeborene und etwas ältere Kälber bedeutend weniger von Augenschmetterlingen befallen werden als ausgewachsene Tiere. Bei sehr starkem Populationsdruck dagegen, wie er in Taouara beobachtet wurde, werden allerdings auch Jungtiere häufiger besucht.

Ein kleiner Versuch über die Anziehungseigenschaften von Tränenflüssigkeit auf Augenschmetterlingen wurde in Bouaké durchgeführt, indem Tränenflüssigkeit und Eiter von augenkranken Rindern auf einen Wattebausch aufgetragen

wurden. Zwölf in einem Insekten-Käfig gehaltene *Arcyophora patricula* erhielten die Gelegenheit diesen Wattebausch im Vergleich mit einem mit Trinkwasser (Leitungswasser) angefeuchteten Kontrollbausch anzufliegen. Innerhalb einiger Minuten zeigte sich eine ausgesprochene Präferenz für die Augenflüssigkeit (Tränen und Eiter) gegenüber der Kontrolle. Es kann somit angenommen werden, dass nebst eventuellen anderen Faktoren, die olfaktorische Anziehung für die Augenschmetterlinge, zumindest auf kurze Distanz, eine Rolle spielt.

Die in der Elfenbeinküste begonnenen mikrobiologischen Untersuchungen haben erste Anhaltspunkte ergeben, dass Augenschmetterlinge effektive Überträger der Keratoconjunctivitis epidemica sein können (NICOLET und BÜTTIKER, in Vorbereitung).

Zusätzlich hat BÄNZIGER (1968) in Asien seine ersten Beobachtungen am skin-piercing, blood-sucking Schmetterling *Calpe (Calyptra) eustrigata* Hpsn., eine den augenbesuchenden Noctuiden nahe verwandte Art, beschrieben und erwähnt die Möglichkeit, dass diese Art als Vektor von Krankheiten bei Mensch und Tier eine Rolle spielen könnte.

Es ist hierzu zu bemerken, dass durch die raue Oberfläche der Rüssel mancher Augenschmetterlinge und der oszillierenden Bewegungen der *Proboscis* während des Saugaktes diese Gruppe von Schmetterlingen für eine Übertragung von bestimmten Mikroorganismen besonders gut geeignet wäre, da anzunehmen ist, dass die bearbeiteten Gewebe gereizt, wenn nicht gar oberflächlich beschädigt werden. Diesem Aspekt fällt grössere Bedeutung zu, speziell im Hinblick auf die Flüssigkeitsaufnahme aus dem Konjunctivalsack.

Was den Besuch der Schmetterlinge an Menschaugen anbetrifft, sind die Beobachtungen von Asien in einer gesonderten Publikation zusammengefasst worden (BÄNZIGER und BÜTTIKER, 1969).

4. AUGENBESUCHENDE SCHMETTERLINGE

Im Verlaufe der Freilanduntersuchungen in der Elfenbeinküste konnten neue Erkenntnisse über die augenbesuchenden Schmetterlinge betr. der vorhandenen Arten und ihrer oekologischen Bedürfnisse gewonnen werden. Die relative Häufigkeit konnte anhand der eingefangenen Arten bestimmt werden. Die effektiv eingesammelten und die in den besuchten Viehherden geschätzte Anzahl von Augenschmetterlingen sind in der Tabelle 1 aufgeführt. Es sind in diesem Zusammenhang Vertreter dreier Familien gefunden worden, nämlich Noctuidae, Pyralidae und Geometridae. Zusätzlich sammelten wir noch verschiedene als augenbesuchend suspekten Arten, welche sich auf Pyralidae und Sphingidae verteilen.

TABELLE 1.

Anzahl der Rinder in den besuchten Herden und Anzahl der Augenschmetterlinge im Verlaufe der notierten Beobachtungszeit

Datum 1970	Ort	°C um 21.00 h	ungef. Anzahl Rinder in Herde	ungef. Anzahl Schmetterlinge beobachtet			maximale Anzahl Lepidopteren an einem Auge	Pflanzenassoziation
				Noctuidae	Pyralidae	Geometridae		
29.3.	Adiopodoumé	30	40	0	0	0	0	Littorale Savanne
30.3.	Adiopodoumé	28	60	0	0	0	0	Littorale Savanne
1.4.	Bouaké	27	143	50	0	0	2	Guinea Savanne
2.4.	Korhogo	27	110	0	0	0	0	Guinea Savanne
3.4.	Bouaké	28	293	100	?	0	2	Guinea Savanne
4.4.	Bouaké	28	293	100	+	0	2	Guinea Savanne
6.4.	Bouaké	24	293	30	+	0	2	Guinea Savanne
7.4.	Bouaké	24	247	120—150	+	0	3	Guinea Savanne
7.4.	Pionono	—	45	?	?	?	3	—
8.4.	Bouaké	26	247	150—200	?	?	3	Guinea Savanne
9.4.	Minankro	—	70	100—120	?	?	1	Guinea Savanne
10.4.	Abokouamékro	—	100	80—100	+	0	2	Guinea Savanne
11.4.	Abokouamékro	27	100	80—100	+	?	2	Guinea Savanne
13.4.	Bouaké	25	247	150	+	?	2	Guinea Savanne
14.4.	Minankro	—	110	100	?	?	2	Guinea Savanne
15.4.	Bouaké	28	247	300—400	+	0	3	Guinea Savanne
18.4.	Piniono	29	40	200	+	+	3	Guinea Savanne
19.4.	Warlene	27	100	30	+	+	1	Guinea Savanne
19.4.	Torkokaha	27	70	100	—	—	3	Guinea Savanne
20.4.	Korhogo (Farm)	—	20	10—30	—	—	1	Guinea Savanne
20.4.	Napielodougou	—	22	80	?	?	2	Guinea Savanne
21.4.	Taouara	30	172	700	?	?	6	Guinea Savanne
22.4.	Bouaké	28	247	100—150	?	?	3	Guinea Savanne

Diese Tabelle enthält ebenfalls eine Übersicht der gesamten Anzahl der Rinder in den besuchten Herden und Zuteilung des Fundortes zur Pflanzenassoziation.

4.1 Noctuidae

Unterfamilie Westermanniinae

ARCYOPHORA PATRICULA Hpsn. 1902

Fundortangaben und Verbreitung :

Diese Art war weitaus die häufigste während der Beobachtungszeit und wurde unseres Wissens vor unserer Expedition noch nie in der Elfenbeinküste gefunden.

Die eigenen Sammelergebnisse in der Elfenbeinküste können wie folgt zusammengefasst werden:

Datum 1970	Fundort	Anzahl		Wirt
		♂	♀	
1.4.	Bouaké	1	2	<i>Bos taurus</i>
3.4.	Bouaké	3	16	<i>Bos taurus</i>
4.4.	Bouaké	5	10	<i>Bos taurus</i>
6.4.	Bouaké	2	16	<i>Bos taurus</i>
7.4.	Bouaké	1	14	<i>Bos taurus</i>
8.4.	Bouaké	2	34	<i>Bos taurus</i>
9.4.	Minankro	1	8	<i>Bos taurus</i>
10.4.	Abokouamékro	—	7	<i>Bos taurus</i>
11.4.	Abokouamékro	2	1	<i>Bos taurus</i>
13.4.	Bouaké	7	17	<i>Bos taurus</i>
14.4.	Minankro	1	20	<i>Bos taurus</i>
15.4.	Bouaké	1	11	<i>Bos taurus</i>
18.4.	Piniono	—	18	<i>Bos taurus</i>
19.4.	Wariene	1	5	<i>Bos taurus</i>
19.4.	Torkokaha	1	9	<i>Bos taurus</i>
20.4.	Korhogo	10		<i>Bos taurus</i>
20.4.	Napiédougou	2	18	<i>Bos taurus</i>
20.4.	Korhogo	10		<i>Bos indicus</i>
21.4.	Taouara	4	53	<i>Bos taurus</i>
22.4.	Bouaké	1	20	<i>Bos taurus</i>

Allgemeine Verbreitung in Afrika :

Frühere Beobachtungen und Fundortangaben stammen aus Ost-, Zentral- und Südafrika, entsprechend der Zusammenfassung in Tabelle 2.

Wirtre der adulten Schmerttelinge :

Von allen gegenwärtigen 44 Fundangaben betr. *A. patricula* in Afrika beziehen sich nur 18 auf Wirtsbeziehungen zu Säugetieren. Zwei weitere Fundorte liegen in Saudi Arabien ohne Wirtsangaben (Fig. 5).

TABELLE 2.

Arcyophora patricula Fundorte mit Wirtsangaben in Afrika

Datum	Ort	Land	Wirt	Referenz
Juni 1941	Heiban	Sudan	Pferd	D. J. LEWIS in: REID, 1954
Mai 1953	Malek	Sudan	Rind	REID, 1954
Juni 1953	Aweil	Sudan	Rind	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Rind	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Esel	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Pferd	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Rind	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Rind	REID, 1954
August 1953	Wau	Sudan	Rind	REID, 1954
—	—	—	Pferd	TAMS in: REID, 1954
—	Uganda	Uganda	Rind	T. W. CHORLEY und TAYLOR in: REID, 1954
1955	bei Middleburg, Karoo	S. Afrika	Schaf	du TOIT, 1958; STAMPA, 1971
Juni 1959	Inyati	S. Rhodesien	Rind	BÜTTIKER und WHELLAN, 1966
April 1970	Abokouamékro	Elfenbeinküste	Rind	} BÜTTIKER (diese Publikation)
4. Juli 1970	Abokouamékro	Elfenbeinküste	Rind	
April 1970	Bouaké Distr.	Elfenbeinküste	Rind/Pferd	
April 1970	Korhogo Distr.	Elfenbeinküste	Rind	BÜTTIKER (diese Publikation)
April 1970	Swartwater	N. Transvaal S. Afrika	Rind	Bezuidenhout, 1970 (unveröffentlichte Angabe)
April 1970	Kaduna	Nigeria	Rind	BÜTTIKER, 1971

Bis jetzt kennen wir diese Art aus Afrika nur von folgenden Säugetieren:

Rind *Bos taurus* L.

B. indicus L.

Büffel *Syncerus caffer* Sparr. (REID, 1954; BÜTTIKER, 1972)

Schaf *Ovis aries* (domest.)

Pferd *Equus caballus* L.

Esel *Equus asinus* L.

Es beziehen sich alle Beobachtungen auf domestizierte Haustiere, die zu den Perissodactyla und den Artiodactyla gehören. Negative Resultate erhielten wir

in der Elfenbeinküste von Schaf und Hausschwein sowie auf einem in Gefangenschaft gehaltenen Kob (*Adenota kob*).

Wirtspflanzen der Schmetterlingsraupen:

Keine Angaben.

Biologie:

Zurzeit existieren keine biologischen Angaben betreffend der Entwicklungsstadien.

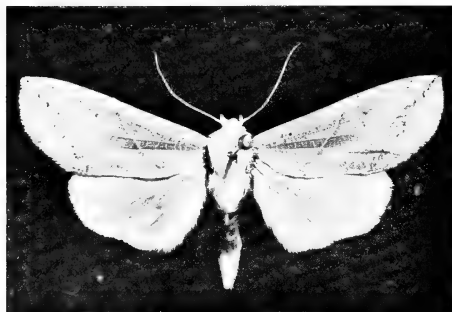


FIG. 4.

Arcyophora patricula Hpsn. (Noctuidae).
Spannweite 33 mm.



FIG. 5.

Geographische Verbreitung von *Arcyophora patricula* in Afrika und Arabien (Schwarze Kreise: Fundorte mit Wirtsangabe. Weiße Kreise: Fundorte ohne Wirtsangabe).

Von 314 eingesammelten Exemplaren sind 279 oder 89 % Weibchen. Bei einer zusätzlich unabhängigen Sektion von 53 Exemplaren waren 41 oder ~77 % Weibchen.

In diesem Zusammenhang ist interessant zu erwähnen, dass die in Thailand an *A. sylvatica* vorgenommene Sektion ein Geschlechtsverhältnis von 111 ♂ zu 95 ♀ (= 46 % ♀) ergab, während *Lobocraspis griseifusa* ein solches von 26,7 % Männchen und 73,3 % Weibchen aufwies (BÜTTIKER, 1967c).

Aus einer Zusammenstellung aller Beobachtungsdaten der Schmetterlinge ist zu ersehen, dass *Arcyophora patricula* während des ganzen Jahres vorkommt.

Biotope in der Elfenbeinküste:

Die Fundorte dieser häufigsten Art liegen in der Guinea Savanne.

ARCYOPHORA LONGIVALVIS Guenée 1852

Fundortsangaben und Verbreitung :

Diese Art war relativ häufig in der Elfenbeinküste; sie wurde aber unseres Wissens noch nie in diesem Lande beobachtet.

Die Sammelergebnisse in der Elfenbeinküste können wie folgt zusammengefasst werden:

Datum 1970	Fundort	Anzahl		Wirt
		♂	♀	
1.4.	Bouaké	—	1	Rind
4.4.	Bouaké	—	1	Rind
7.4.	Piniono	(2 Expl.)	—	Rind
9.4.	Minankro	1	—	Rind
10.4.	Abokouamékro	—	2	Rind
11.4.	Abokouamékro	—	1	Rind
13.4.	Bouaké	1	—	Rind
14.4.	Minankro	—	1	Rind
15.4.	Bouaké	1	—	Rind
18.4.	Piniono	1	4	Rind
20.4.	Napiédougou	1	2	Rind
21.4.	Taouara	1	2	Rind
22.4.	Bouaké	1	2	Rind

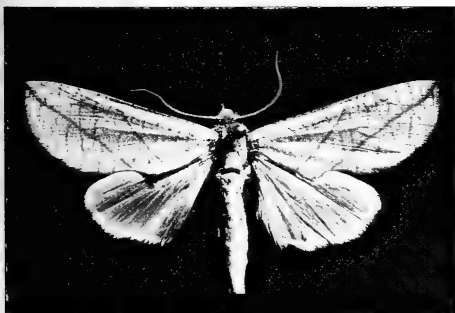


FIG. 6.

Arcyophora longivalis Guén. (Noctuidae).
Spannweite 35 mm.



FIG. 7.

Geographische Verbreitung von *Arcyophora longivalis* in Afrika (Schwarze Kreise: Fundorte mit Wirtsangabe. Weiße Kreise: Fundorte ohne Wirtsangabe).

Die ersten Beobachtungen über das augenbesuchende Verhalten bei Schmetterlingen überhaupt wurde an *A. longivalvis*, zusammen mit *A. zanderi*, in Guinea durch de JOANNIS (1911) gemeldet. Von anderen Autoren kennen wir zusätzliche Angaben aus West-, Ost-, Central- und Südafrika, entsprechend der Tabelle 3 und der Verbreitungskarte (Fig. 7).

TABELLE 3.
Arcyophora longivalvis Fundorte mit Wirtsangaben in Afrika

Datum	Ort	Land	Wirt	Referenz
15.3.1909 1915	Diondougou —	Guinea Tanzania	Pferd Maulesel	de JOANNIS, 1911 W. F. POULTON in: REID, 1954
August 1953	Wau	Sudan	Rind	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Rind	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Esel	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Pferd	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Rind	REID, 1954
1955	bei Middleburg, Karoo	S. Afrika	Schaf	du TOIT, 1958; STAMPA, 1971
—	S. Afrika	S. Afrika	Rind	REID, 1954
1958 (?)	Busoga	Uganda	Rind	GUILBRIDE et al., 1959
Januar 1960	Tuli	S. Rhodesien	Elan- Antilope (<i>Taurotragus oryx</i>)	BÜTTIKER und WHELLAN, 1966
Januar 1964	Gokwe	S. Rhodesien	Rind	BÜTTIKER und WHELLAN, 1966
Januar/ Februar 1964	Fort Victoria	S. Rhodesien	Rind	BÜTTIKER und WHELLAN, 1966
April 1970	Bouaké	Elfenbeinküste	Rind	BÜTTIKER (diese Publikation)
April 1970	Korhogo	Elfenbeinküste	Rind	BÜTTIKER (diese Publikation)
April 1970	Abokouamékro	Elfenbeinküste	Rind	BÜTTIKER (diese Publikation)

Wirte der adulten Schmetterlinge:

Bis jetzt liegen aus Afrika Meldungen über die Art von folgenden Säugetier-
Wirten vor (siehe auch Tabelle 9):

Rind	<i>Bos taurus</i>
	<i>Bos indicus</i>
Schaf	<i>Ovis aries</i>
Elan- Antilope	<i>Taurotragus oryx</i> (Pallas) (domest.)
Pferd	<i>Equus caballus</i>

Maulesel	<i>E. caballus</i> \times <i>E. asinus</i>
Esel	<i>E. asinus</i>

Es handelt sich also durchwegs um domestizierte Arten der Bovidae und Equidae, doch ist anzunehmen, dass auch die entsprechenden Wildformen der einheimischen Art als Wirt in Frage kommen. Negative Resultate erhielten wir an der Elfenbeinküste auf Hauschwein und Schaf.

Wirtspflanzen der Schmetterlingsraupen:

Von *A. longivalvis* ist aus Natal, Südafrika, bekannt, dass *Combretum gueinzii* Sond. während den Monaten Mai und November als Futterpflanze der Raupen festgestellt wurde (PLATT, 1921).

Biologie:

Von den total 23 eingesammelten Exemplaren waren 16 oder $\sim 70\%$ Weibchen.

Biotope in der Elfenbeinküste:

Die Fundorte liegen im Gürtel der Guinea Savanne.

ARCYOPHORA ZANDERI Feld. 1875

Fundortsangaben und Verbreitung:

Diese Art war die dritthäufigste; sie wurde im Gebiet von Bouaké relativ selten und in Taouara, Korhogo Distrikt, zum Teil relativ häufig gefunden, entsprechend folgender Zusammenfassung:

Datum 1970	Fundort	Anzahl		Wirt
		♂	♀	
1.4.	Bouaké	—	1	<i>Bos taurus</i>
3.4.	Bouaké	—	1	<i>Bos taurus</i>
18.4.	Piniono	—	2	<i>Bos taurus</i>
21.4.	Taouara	1	11	<i>Bos taurus</i>
22.4.	Bouaké	1	1	<i>Bos taurus</i>

Es lagen vor diesen Untersuchungen noch keine Fundortsmeldungen dieser Art aus der Elfenbeinküste vor.

Auf Grund der bis jetzt vorliegenden Angaben kommt diese Art in West-, Ost-, Central- und Südafrika vor (Fig. 9). De JOANNIS (1911) erwähnte sie von Guinée und FLETCHER (1966) von Abessinien bis Tanganyika, Uganda, Ober-

Guinée und Sénégal. Weitere Angaben finden wir in REID (1954) aus dem Sudan. Monsieur VIETTE (1970) verdanke ich zusätzliche Fundangaben, basierend auf den im Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, vorhandenen Exemplaren, jedoch ohne Bezugnahme zu irgendwelchen Wirtstieren.



FIG. 8.

Arcyophora zanderi Feld. (Noctuidae).
Spannweite 37 mm.



FIG. 9.

Geographische Verbreitung von *Arcyophora zanderi* Feld. in Afrika (Schwarze Kreise: Fundorte mit Wirtsangabe. Weiße Kreise: Fundorte ohne Wirtsangabe).

TABELLE 4.

Arcyophora zanderi Fundorte mit Wirtsangaben in Afrika

Datum	Ort	Land	Wirt	Referenz
März 1909	Diondougou	Guinea	Pferd	de JOANNIS, 1911
Juni/ August 1953	Wau	Sudan	Rind	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Esel	REID, 1954
Juni 1953	Wau	Sudan	Pferd	REID, 1954
Juni 1953	Aweil	Sudan	Rind	REID, 1954
Mai 1953	Melek	Sudan	Rind	REID, 1954
April 1970	Bouaké Distr.	Elfenbeinküste	Rind	BÜTTIKER (diese Publikation)
April 1970	Korhogo Distr.	Elfenbeinküste	Rind	BÜTTIKER (diese Publikation)
6. Mai 1971	Gangala	Zaire	Büffel	Büttiker (1972)

Wirte der adulten Schmetterlinge :

Von den eigenen und übrigen Angaben lässt sich folgende Wirtsliste aufstellen (siehe auch Tab. 9):

Hausrind	<i>Bos taurus</i>
Büffel	<i>Syncerus caffer Sparr.</i>
Pferd	<i>Equus caballus</i>
Esel	<i>Equus asinus</i>

Alle Angaben betreffen domestizierte Säugetiere. Negative Resultate erhielten wir in der Elfenbeinküste von Schaf und Hausschwein.

Wirtspflanzen der Schmetterlingsraupen : unbekannt

Biologie :

Das Geschlechtsverhältnis war bei den 18 untersuchten Exemplaren 11 % ♂ und 89 % ♀.

Biotope :

Wie die vorgängig erwähnten zwei Arten liegen die Fundorte in der Guinea Savanne. Es wäre an zahlreicherem Material festzustellen, ob die Art auch häufig in der Sudan Savanne vorkommt.

ARCYOPHORA (SETOCTENA) ENDOGLAUC A Hpsn. 1910

Fundortsangaben und Verbreitung :

Diese Art wurde nur einmal in zwei Exemplaren auf der Ranch von Abokouamékro gefunden; es waren mehrere Exemplare auf den untersuchten Kühen anwesend, aber nur 2 Exemplare (1 ♂ + 1 ♀) konnten am 11.4.70 eingefangen werden.

Entsprechend dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse sind die Funde in der Elfenbeinküste und in Ghana die einzigen in Westafrika. Zusätzliche Fundorte, ohne Wirtsangaben, kennen wir aus Malawi (Nyassaland), Zambia (N. Rhodesia), Transvaal und Angola. Unsere Beobachtungen in der Elfenbeinküste sind auch die ersten in ihrem afrikanischen Verbreitungsgebiet betreffend dem augenbesuchenden Verhalten.

TABELLE 5.

Arcyophora endoglauc A Fundorte mit und ohne Wirtsangaben in Afrika

Datum	Ort	Land	Wirt	Referenz
—	Kete Krachi	Ghana	—	FLETCHER, 1966
—	Bihé Distr.	Angola	—	FLETCHER, 1966
—	Chinsali Distr.	Zambien	—	FLETCHER, 1966
—	Ruo Valley	Malawi	—	FLETCHER, 1966
—	Waterberg	Transvaal/	—	FLETCHER, 1966
	Distr.	S. Afrika		
April 1970	Abokouamékro	Elfenbeinküste	Rind	BÜTTIKER (diese Publikation)

Im Vergleich zu den grösser dimensionierten *Arcyophora* Arten ist zu bemerken, dass wahrscheinlich *A. (Setoctena) endoglauca* allgemein in Afrika sehr selten anzutreffen ist, was auch aus der Verbreitungskarte (Fig. 10) hervorgeht.

Die zur Untergattung *Setoctena* gehörende Art *Arcyophora bothrophora* Hpsn. wurde in Ost-Pakistan ebenfalls zum ersten Mal als Augenbesucher gefunden (BÜTTIKER, 1969b)



FIG. 10.

Geographische Verbreitung von *Arcyophora*
(*Setoctena*) *endoglauca* Hpsn. in Afrika.

Wirte der adulten Schmetterlinge :

Rind *Bos taurus*; einzige Beobachtung

Wirtspflanze der Schmetterlingsraupe : unbekannt

Biologie : unbekannt

Biotop : Guinea Savanne

Nach Mitteilung von Mr C. Renwart, Manager der Ranch Abokouamékro, gehört der eigentliche Fundort zur „Savane préforestière entre forêt guinéenne et forêt claire soudano-zambézienne“ mit den botanischen Leitarten:

Borassus flabellifer L.

Harungana madagascariensis Choisy

Terminalia glaucescens Blanch.

Ficus Vallis-chaudae Del.

NEAVE in REID (1954) berichtet in seiner Zusammenfassung von einer weiteren Art dieser Gattung aus Malawi, wo Exemplare von *Arcyophora elegantula* Grünb. an einem Auge eines toten Ochsen Flüssigkeit aufgenommen hat.

Bezugnehmend auf eine frühere Bemerkung betreffend dem augenbesuchenden Verhalten der verschiedenen Arten der Gattung *Arcyophora* (BÜTTIKER, 1967), in Afrika und Asien, scheint diese Ernährungsweise vermutlich bei allen *Arcyophora* Arten vorzukommen. Bis jetzt sind darunter folgende bekannt:

TABELLE 6.

Nachgewiesene augenbesuchende Arten der Gattung Arcyophora

Arcyophora Art	Erste Beobachtung		Jahr der Beobachtung
	Autor	Land	
<i>A. longivalvis</i> Guen.	de JOANNIS	Guinea	1909
<i>zanderi</i> Felder	de JOANNIS	Guinea	1909
<i>patricula</i> Hpsn.	POULTON/TAMS	Tanzania	1915 (in Reid, 1954)
<i>elegantula</i> Grünb.	NEAVE	Malawi	1915 (in Reid, 1954)
<i>sylvatica</i> Bütt.	BÜTTIKER	Cambodscha	1958
<i>icterica</i> Swin.	BÜTTIKER	S. Indien	1966
<i>bothrophora</i> Hpsn.	BÜTTIKER	O. Pakistan	1968
<i>endoglaucula</i> Hpsn.	BÜTTIKER	Elfenbeinküste	1970

Über die Wirt-Parasitbeziehung der restlichen z.Z. bekannten Arten existieren noch keine Beobachtungen:

TABELLE 7.

Arcyophora Arten ohne Hinweise auf augenbesuchende Lebensweise

Arcyophora Art	Verbreitungsgebiete (Fletcher, 1954)
<i>A. dentula</i> Lederer	Syrien, Persien, W. Turkestan,
<i>trigramma</i> Hpsn.	Punjab, Bombay
<i>dives</i> Butler	N. W. Indien, Rajputana
<i>ledereri</i> Wallengr.	Kenya, Senegal
<i>piperitella</i> Strand	S. W. Afrika
<i>stalii</i> Wallengr.	Malawi, Rhodesien
	Botswana

Es ist zu hoffen, dass weitere Beobachtungen Aufschluss über die Lebensweise und das eventuelle Wirt-Parasit-Verhältnis geben werden.

Unterfamilie Erastrinae

EUBLEMMA PYROCHROA Hpsn.

syn. *Porphyrinia pyrochroa* (Hpsn.)

Fundortsangaben und Verbreitung :

Es liegt bis jetzt nur eine Beobachtung vor. 7.4.70 Bouaké 1 Expl. an Rindsauge (*Bos taurus*).

Nach FLETCHER (1971) erstreckt sich die Verbreitung über Gambien, Elfenbeinküste, Ghana und Camerun.

Es kann hier erwähnt werden, dass eine andere Art dieser Gattung, nämlich *E. admota* Feld., in Süd-Afrika als Augenbesucher notiert wurde (du TOIT, 1958).

Biologie : unbekannt

Wirtspflanzen der Schmetterlingsraupe : unbekannt

Biotop : Guinea Savanne

4.2 Pyralidae

Unterfamilie Pyraustinae

Filodes cocytusalis Wlk.

Fundortsangaben und Verbreitung

Diese Art wurde in Abokouamékro, Taouara und Piniono in mehreren Exemplaren an Kühen beobachtet. Wegen der Scheuheit und dem sehr schnellen Flug konnte leider nur ein einziges Exemplar eingefangen werden (Fig. 12).

10.4.70 Abokouamékro 1 Exemplar eingefangen,

10.4.70 Abokouamékro 1 Exemplar eingefangen,
ca. 5 Exemplare anwesend.

11.4.70 Abokouamékro ca. 3 Exemplare anwesend.

18.4.70 Piniono 1 Exemplar anwesend.

21.4.70 Taouara ca. 3 Exemplare anwesend.

Unsere Beobachtungen scheinen die ersten zu sein über das augenbesuchende Verhalten dieser Art in ihrem Verbreitungsgebiet. Es wäre sehr erwünscht, weitere Untersuchungen diesbezüglich in Afrika durchzuführen, um abzuklären, ob sie in gewissen Biotopen zahlreicher vorkommt.

Es fanden sich zwei Exemplare von *Filodes cocytusalis* in den Sammlungen von ORSTOM in Adiopodoumé mit folgenden Fundortsangaben:

Adiopodoumé, September 1963 und November 1963.

Im British Museum (Nat. Hist.), London, befinden sich Exemplare aus Ghana, S. Nigeria, Camerun, Kongo, Uganda, Kenya und Tanzania (FLETCHER, 1971).

Wir möchten hier erwähnen, dass die Art *Filodes fulvidorsalis* in Asien z.T. als häufiger Augenbesucher auf verschiedenen Wirten beobachtet wurde (BÜTTIKER 1964a, 1967c; BÄNZIGER und BÜTTIKER, 1969; BÄNZIGER, 1972.).



FIG. 11.

Filodes cocytusalis Wlk. (Pyrilidae). Spannweite 32 mm.

Wirte der adulten Schmetterlinge :

Bis jetzt nur auf Kühen (*Bos taurus*).

Wirtspflanzen der Schmetterlingsraupen : unbekannt.

Von *F. fulvidorsalis* ist aus Süd-Ost Asien bekannt, dass sich die Raupenstadien auf *Thunbergia allata* Boy. (Acanthaceae) ernähren.

Biologie : unbekannt

Biotope :

Es scheint, dass *Filodes cocytusalis* in der Guinea Savanne vorkommt. Adiopodoumé befindet sich z.T. in der Savanne der Lagunenzone.

Sylepta sp. nahe **fulviceps** Beth.-Baker

Nur ein einziger Fundort, nämlich

15.4.70 Bouaké 1 Expl. auf Hausrind (*B. taurus*)

Sylepta leopardalis Moore wurde von BÄNZIGER (1972) relativ zahlreich bei Wasserbüffel und Sambar (*Cervus unicolor*) herumfliegend beobachtet. Gelegentlich setzten sich Exemplare auf den Rumpf und nur selten an den Augen an.

Eine zweite Art, nämlich *S. sp. nahe iopasalis* Wlk., fand ebenfalls BÄNZIGER (1972) in Malaya und auch in Nord- und Ostthailand. Als Wirte werden angegeben: Rind, Wasserbüffel, Sambar (*Cervus unicolor*); wahrscheinlich auch Elephant, Nilgau (*Boselaphus tragocamelus*), Axishirsch (*Axis axis*) und Schaf.

4.3 Geometridae

Unterfamilie Sterrhinae

Von dieser Familie haben wir nur einen Vertreter während der Expedition als Augenbesucher beobachten können, nämlich

Scopula sp.

18.4.1970 Piniono 1 Expl. auf Hausrind (*Bos taurus*).

Wirtspflanzen der Schmetterlingsraupen: unbekannt.

Biologie: unbekannt.

Biotop: Guinea Savanne mit reichlichem Baum- und Strauchwuchs.

TABELLE 8.

Augenbesuchende Schmetterlinge; Anzahl,
relative Häufigkeit und Geschlechtsverhältnis.
Elfenbeinküste, Expedition 1970.

Arten	Anzahl gesammlter Augenschm.		Anteil	
	n	%	♂	♀
Noctuidae <i>Arcyophora</i>				
<i>patricula</i>	314	86,7	35	279
<i>A. longivalvis</i>	23	6,3	7	16
<i>A. zanderi</i>	18	5,0	2	16
<i>A. endoglaucia</i>	2	0,5	1	1
<i>Eublemma pyrochroa</i>	1	0,3	1	—
Pyralidae <i>Filodes</i>				
<i>cocytusalis</i>	2	0,5	2	—
<i>Sylepta</i> sp. nahe <i>fulviceps</i>	1	0,3	?	?
Geometridae <i>Scopula</i> sp.	1	0,3	?	?

Aus Thailand liegen ebenfalls Beobachtungen über eine andere Art, *S. attentata* Wlk., mit augenbesuchendem Verhalten vor. (BÜTTIKER 1964, 1967).

Was weitere Geometriden in Afrika anbetrifft, ist *Semiothisa inaequilinea* Warr. von du TOIT (1958) auf Schafen in Süd-Afrika beobachtet worden.

Die während der Expedition effektiv eingesammelten Arten, ihre relative Häufigkeit und ihr Geschlechtsverhältnis geht aus Tabelle 8. hervor.

5. SUSPEKTE ARTEN

Zusätzlich zu den erwähnten sicheren Arten von Augenschmetterlingen, die wir in der Elfenbeinküste gefunden haben, kommen noch zahlreiche mehr oder weniger suspekta hinzu. Darunter sind speziell folgende zu erwähnen:

Pyralidae/Pyraustinae

Psara bipunctalis Fabr.

1 Expl. am 9. April 1970 in Minankro auf Hausrind (*Bos taurus*).

In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass eine weitere Art, *Psara* (syn. *Pachyzancla*) *licarsialis* Wlk., einmal in Ost Pakistan als Augenbesucher beobachtet wurde (BÜTTIKER, 1969b). Funde aus der Elfenbeinküste liegen aus Adiopodoumé (Okt. 1963 und 4. Mai 1964) und Bognoa (Nov. 1964) vor (je 1 Expl. in Sammlung ORSTOM, Adiopodoumé).

Epipagis olesialis Wlk.

1 Expl. am 9. April 1970 in Minankro auf Hausrind (*Bos taurus*).

Diese Art wurde aus dem Kongo beschrieben; zusätzliche Funde sind aus Sierra Leone, Ghana, Nord Nigerien, Gabon, Zambien und Malawi bekannt. In der entomolog. Sammlung von Brno befindet sich ein Exemplar aus Beyla in Guinea, Sammlung Mrazek, Brno.

BÄNZIGER (1972, Diss.) berichtet aus Thailand und Malaya über das augenbesuchende Verhalten von *Epipagis pictalis* Swinh. an Sambar (*Cervus unicolor*), Nilgau (*Boselaphus tragocamelus*) Elephant und Schweinshirsch (*Axis porcinus*); wahrscheinlich auch Schaf. Versuchsweise Mensch anfliegend.

Lamprosema sp. nahe *acyperalis* Hpsn.

1 Expl. am 11. April 1970 in Abokouamékro in Nähe Auge eines Hausrindes (*Bos taurus*).

Diese Art wurde aus dem Gebiet von Old Calabar, Süd Nigeria, beschrieben.

Glyphodes negatalis Wlk.

1 Expl. am 20. April 1970 in Napiélodougou um den Kopf eines Hausrindes (*Bos taurus*) fliegend.

In Thailand hat BÜTTIKER (in: BÄNZIGER, 1972) verschiedene Exemplare von *G. atolclis* Guen. bei Wasserbüffel, Rind, Sambar (*Cervus unicolor*) und Schwein beobachten können.

Glyphodes sp. nahe *stolalis* Guén.

2 Exemplare. In Bouaké in der Nähe eines Rinderauges am 7. April und ein weiteres Exemplar auf Mischung von Kuhmist, Urin und Erde am selben Ort am 15. April 1970.

Stenomorrhinus sericea Dru.

2 Exemplare am 10. April 1970 in Abokouamékro um die Köpfe von Hausrindern fliegend.

Im Kongo sind von BÜTTIKER (1972) einige Exemplare der selben Art in Kopfnähe an einem in Gefangenschaft gehaltenen Wildbüffel (*Syncerus caffer*) beobachtet worden.

Es soll im momentanen Stand der Untersuchungen abgesehen werden, irgendwelche Details zu erwähnen. Weitere Feldbeobachtungen mögen abzuklären helfen, ob es sich bei diesen Arten um ausgesprochene oder um nur zufällige Augenbesucher handelt.

Sphingidae

Es ist vorwegzunehmen, dass die drei Formen der beiden Sphingidenarten an den meisten Beobachtungsorten oft in nächster Nähe der Hausrinder gesichtet wurden. Die Exemplare zeichneten sich aus durch einen ausserordentlich schnellen Flug und extrem scheue Lebensweise. Aus diesen Gründen war es uns unmöglich das effektive augenbesuchende Verhalten dieser beiden Arten zu beobachten. Über die Ernährung sagt CARCASSON (1967) aus, dass alle *Nephele* Arten stets an Blüten nach Sonnenuntergang und während der Nacht saugen. Ausserdem haben wir zahlreiche Exemplare in Bouaké beobachten können welche im raschen Fluge nachts an einem Wassertümpel Flüssigkeit erhascht haben.

Über die Gattung *Nephele* existieren aus Afrika verschiedene Einzelnotizen. In unserem Zusammenhange sind die Arbeiten von BOORMAN (1961), PINHEY (1962) und CARCASSON (1967) von Interesse, in welchen Angaben über die Biologie, Verbreitung und Morphologie enthalten sind.

Nephele peneus f. peneus (Cramer) 1776

Fundorte in der Elfenbeinküste

Diese Art wurde auf verschiedenen Exkursionen in manchen Orten beobachtet und auch eingesammelt (Fig. 12).



FIG. 12.

Nephele peneus f. peneus (Cramer) (Sphingidae). Spannweite 74 mm.

1.4.70	Bouaké	anwesend
4.4.70	Bouaké	1 Exemplar eingefangen und weitere anwesend
6.4.70	Bouaké	anwesend
7.4.70	Bouaké	anwesend
8.4.70	Bouaké	anwesend
10.4.70	Abokouamékro	anwesend
11.4.70	Abokouamékro	anwesend
14.4.70	Minankro	anwesend
15.4.70	Bouaké	3 Exemplare eingefangen und weitere anwesend
18.4.70	Piniono	anwesend
19.4.70	Waraniene	anwesend
22.4.70	Bouaké	1 Exemplar gesammelt und weitere anwesend

Allgemeine Verbreitung :

„Forest and Woodland from Senagal to East Africa, Angola and Delagoa Bay“ (CARCASSON, 1967).

Wirtspflanzen der Schmetterlingsraupen :

Eine nicht bestimmte Art einer zu den Asclepidiaceae gehörende Schlingpflanze (CARCASSON, 1967).

*Biologie : unbekannt**Nephele comma* (Hopffer) 1857

(forma *comma* Hopffer und forma *derasa* R. und J.)

Fundorte in der Elfenbeinküste

Diese Art wurde anlässlich verschiedener Exkursionen beobachtet und eingesammelt.

1.4.70 Bouaké	anwesend
3.4.70 Bouaké	2 Exemplare eingefangen und weitere anwesend
6.4.70 Bouaké	anwesend
9.4.70 Minankro	1 Exemplar eingefangen und weitere anwesend
10.4.70 und	
11.4.70 Abokouamékro	anwesend
13.4.70 Bouaké	anwesend
15.4.70 Bouaké	1 Exemplar eingefangen und weitere anwesend
18.4.70 Piniono	anwesend
19.4.70 Wariene	anwesend
21.4.70 Taouara	anwesend

Allgemeine Verbreitung :

„Extremely common throughout the Ethiopian region, including Madagascar“. (CARCASSON, 1967)

Wirtspflanze der Schmetterlingsraupen : Carissa und Diplorhynchus (PINHEY) 1960.

*Biologie : unbekannt**Biotop :*

Wie bei der vorgängigen Art gehören die Biotope der südlichen und nördlichen Guinea Savanne an.

Über die ökologischen tiergeographischen Verhältnisse einer *Nephele* Art, nämlich *N. didyma* (Fabr.), erwähnt DIERL (1970) aus Nepal, dass diese Art ein lokaler Wanderfalter ist, einzeln in grössere Höhen steigt und in verschiedenen

vertikalen Stufen vorkommt. Sie kommt in allen Biotopen vor. Als Futterpflanze der Raupe wird *Carissa* (Apocynaceae) angegeben.

Im Zusammenhange mit der vermutlich aussergewöhnlichen Ernährungsweise der beiden in der Elfenbeinküste gesammelten *Nephele* Arten, ist zu erwähnen, dass sich die Adulten von *Acherontia atropos* von Honig ernähren, indem sie in Bienenstöcke eindringen und mit ihrem relativ kurzen Rüssel die Honigwaben anstechen.

Es ist schliesslich noch zu erwähnen, dass sich *Hypocala rostrata* Fabr. als sehr ausgesprochene schweissaugende Schmetterlingsart beim Menschen an den meisten Sammelorten zeigte. Ausserordentlich zahlreich war dieses Insekt in Taouara, wo es wohl zu Aberdutzenden während der kurzen Sammelzeit vorkam. Die Verbreitung dieser Art erstreckt sich von Afrika bis nach Indien.

6. SCHMETTERLINGSWIRTE

Die Untersuchungen in der Elfenbeinküste konzentrierten sich vor allem auf die Hausrinder. Soweit sich im Verlaufe der Tätigkeit die Möglichkeit zeigte, auch andere Tierarten in die Untersuchungen einzuschliessen, haben wir dies getan.

Leider zeigten sich aber nur spärliche Möglichkeiten, systematische Untersuchungen an Wildtieren durchzuführen. Es konnten nur in Adiopodoumé einige Ducker *Cephalophus* (syn. *Philantomba*) *maxwelli* (Ham.-Smith) und in Bouaké ein Kob (*Adenotus kob*.) mehrere Male erfolglos inspiziert werden.

Über das Spektrum und der involvierten Augenschmetterlinge gibt Tabelle 9. Auskunft, worin auch die aus der Literatur bekannten Angaben vom übrigen Afrika einbezogen wurden. In der Demokratischen Republik Zaïre konnte die Vermutung von Reid (1954) bestätigt werden, dass der afrikanische Wildbüffel von lacriphagen Schmetterlingen befallen wird (BÜTTIKER, 1972).

Auffallend im Vergleich zu Süd-Ost Asien ist das spärliche Vorkommen der Geometriden in Afrika als lacriphage Lepidopteren. Es ist aber vielleicht möglich, Arten dieser Schmetterlingsfamilie in anderen Gebieten Afrikas oder zu anderen Jahreszeiten doch noch häufiger zu finden. Wir sind also auf weitere Untersuchungsergebnisse angewiesen, um ein kompletteres Bild zu erhalten. Es ist in diesem Zusammenhang zu erwähnen, dass in Süd-Afrika die Geometridae *Semiothisa inaequilinea* vor Jahren als Augenbesucher der Schafe beobachtet wurde (du TOIT, in: BÜTTIKER und WHELLAN, 1966).

Im Verlaufe der Exkursionen wurden häufig auch die Hirten vor der Sammeltätigkeit an Ort und Stelle über das Vorhandensein der Augenschmetterlinge befragt. Die Antworten waren sehr verschieden und meist sehr vage. Zusammenfassend kann gesagt werden, dass diese Insekten mit Wissen bei den Peulh Hirten

TABELLE 9.

Übersicht der in Afrika gefundenen Augenschmetterlinge
und deren Wirtstiere (Stand 31.10.1971)

Familien und Arten	Artiodactyla						Perissodactyla		
	<i>Bos taurus</i>	<i>Bos indicus</i>	<i>Syncerus caffer</i>	<i>Capra capra</i>	<i>Ovis aries</i>	<i>Taurotragus oryx</i>	<i>Equus caballus</i>	<i>Equus asinus</i>	<i>Equus caballus</i> × <i>E. asinus</i>
Noctuidae									
<i>Arcyophora patricula</i>	+++	++	+	—	++	—	++	+	—
<i>Arcyophora longivalvis</i>	++	+	—	—	++	(+)	+	+	+
<i>Arcyophora zanderi</i>	++	—	+	—	—	—	+	—	—
<i>Arcyophora endoglaucia</i>	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Arcyophora elegantula</i>	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eublemma pyrochroa</i>	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eublemma admota</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Pyalidae									
<i>Filodes cocytsalis</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Geometridae									
<i>Scopula</i> sp.	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Semiothisa inaequilinea</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—

Legende: +++ = sehr häufiger Augenbesucher
 ++ = häufiger Augenbesucher
 + = seltener Augenbesucher

(+) = nur eine Beobachtung
 — = keine Beobachtungen

nicht bekannt waren. Einige behaupteten die Schmetterlinge zu kennen, und bestanden darauf, die Augenbesucher nie auf der Zebu-Rinder-Rasse beobachtet zu haben, wohl aber auf den N'dama und Boualé. Eine speziell in diesem Zusammenhang durchgeführte Exkursion auf der Farm des Service Vétérinaire in Korhogo zeigte aber, dass auch das indische Rind befallen wird.

7. ÖKOLOGISCHE VERHÄLTNISSE

In diesem Artikel wurden nur die ersten und vorläufigen Ergebnisse bezüglich der vorgefundenen ökologischen Verhältnisse zusammengefasst. Eine detailliertere Bearbeitung dieser Aspekte soll in einer Spezialstudie, in der auch die ökologischen Bedingungen der früher besuchten Expeditionsgebiete (Thailand, Cambodscha, Ceylon, Süd Indien, Nepal, Ost Pakistan) berücksichtigt wird, veröffentlicht werden (BÜTTIKER, in Vorbereitung).

Nach MIÈGE (1954) sind in Westafrika folgende drei Savanntentypen zu unterscheiden, nämlich:

1. savanes des régions littorales et sublittorales
2. savanes baoulées et préforestière
3. savanes et forêts claires subsoudanaises et soudanaises méridionales

„Les facteurs déterminants, d'une part les limites de ces savanes et forêts claires Soudanaises, d'autre part la répartition des variations de végétation à l'intérieur de ce territoire sont les suivants:

1. les facteurs climatiques
2. les facteurs géologiques
3. les facteurs pédologiques et topographiques eux-mêmes partiellement sous la dépendance des premiers
4. les facteurs humains.“

Die Guinea Savanne

Die Bezeichnung Guinea Savanne, welche allgemein akzeptiert wurde verdient hier etwas näher umschrieben zu werden und wir zitieren hier die Definition von ADJANOHOON (1964):

„Les savanes guinéennes sont des étendues de hautes herbes enclavées dans les forêts denses ou comprises entre les forêts denses et les forêts claires; elles sont parsemées d'arbres et de rôniers¹; elles sont parcourues par de nombreuses forêts-galeries et contiennent des îlots reliques de forêts denses; sans brûlis, elles évoluent en forêts denses de type semi-décidu; elles sont pauvres en faune des mammifères.

Ces savanes forment une étroite bande plus ou moins discontinue sur le pourtour du massif forestier guinéo-congolais.“

Die Guinea Savane wird in eine nördliche und südliche Zone aufgeteilt:

a. Südliche Zone

Sie ist als Transitionszone zwischen Forest und Savanne und zwar in Form eines Climax Übergangswaldes. Es sind kleine Flächen von Wald (viele der Bäume haben Ähnlichkeit zu Regenwaldwuchs) anwesend; über eine grössere Ausdehnung jedoch ist die Vegetation durch Feuer und Landwirtschaft stark reduziert, was eine offene Waldsavanne mit hohem Graswuchs (1,5—3 m hoch) ergibt, während aber die Bäume 15 m hoch werden können.

¹ rônier = *Brassia flabellifer*.



FIG. 13.

Biotop von *Arcyophora patricula*, *A. longivalvis*, *A. zanderi*, *A. endoglaucia* und *Filodes cocytusalis*; Ranch Abokouamékro, bei Yamassoukro. Guin. Savanne (11. April 1970).



FIG. 14.

Biotop von *Arcyophora patricula*, *A. longivalvis* und *A. zanderi* und *Nephele spp.*; Centre d'élevage, Bouaké, April 1970.

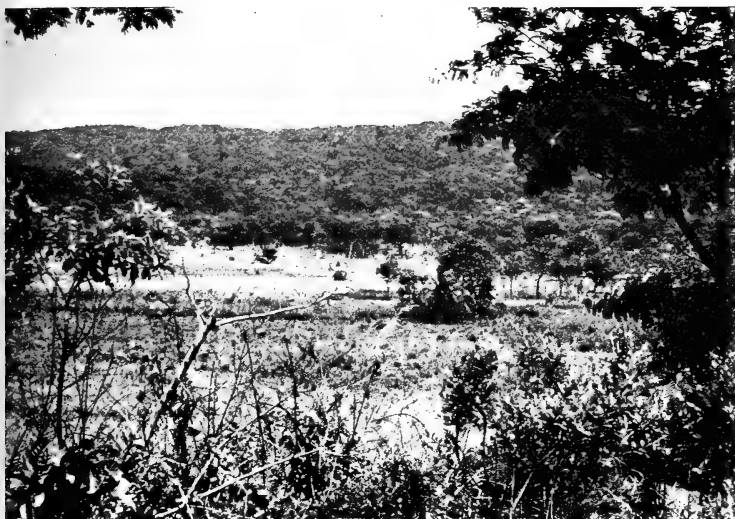


FIG. 15.

Biotop von *Arcyophora patricula*, *A. longivalvis*, *A. zanderi*, *Filodes cocytusalis* und *Nephele* spp. in Piniono, nördl. Guinea, Savanne.



FIG. 16.

Biotop von *Arcyophora patricula*, *A. longivalvis*, *A. zanderi*, und *Nephele comma* in Taouara (Korhogo Distrikt).

b. Nördliche Zone

In dieser Zone bildet die Climax Vegetation ein breitblättriger Savannen Waldgürtel. Wenn gut entwickelt, erreichen die Bäume eine Höhe von 9—12 m und können so dicht wachsen, dass der Graswuchs unterdrückt wird. Öfters jedoch ist die Vegetation offen infolge Weidegang, Kultivation und Abbrennen. Die grösseren Schwemm-Ebenen sind von einer ausgesprochenen Gras- und Palmvegetation, während den Flüssen entlang ein relativ dichter Galeriewald vorkommt.

Die Sudan Savane

Diese Zone besteht aus kleinblättrigen Dornbäumen, vor allem Acazien mit Arten aus der Guinea Savana durchmischt. Wir finden eine mehr oder weniger durchgehende Grasdecke, dominierend durch kurze Arten. Viele Täler dieser Gebiete führen ein unterbrochenes Band von Grenzwald. Die Vegetation ist durch den Menschen weitgehend verändert und grosse Flächen sind für die Landwirtschaft gerodet worden. Zudem haben jährliche Feuer dazu beigetragen, eine Feuer-Climax-Vegetation zu kreieren.

Die Sahel Savane Zone

Sie besteht aus offener Dornbuschvegetation mit einzelnen Bäumen bis zu 5 und 9 m hoch; die Grasdecke ist spärlich und von kurzem Wuchs. Im Exkursionsgebiet nicht vorhanden.

Für unsere Betrachtung sind noch die *savanes côtières* mit den Untergruppen „savanes humides et litorales“ von Bedeutung, da bei Adiopodoumé (nebst dem feuchten Regenwald-Vegetations Typus) Sammelexkursionen in diese Vegetationsart durchgeführt wurden.

An den verschiedenen Sammelorten kommt eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Durchmischung von Vegetationsgesellschaften vor. So finden wir in der Guinea und Sudan Savanne den Flussläufen entlang Regenwald (riverine forests). Zusätzlich gibt es Regenwaldinseln, besonders im Gebiet von Katiola und Bouaké.

In der Guinea Savanne finden wir bei Abokouamékro Elemente der Sudan Savanne, während im Sudangürtel einzelne Gebiete der Guinea Savanne vorkommen.

Von besonderem Interesse sind in diesem Zusammenhange auch die sog. „bois sacrés“ in der Nähe der Dörfer; diese praktisch unberührten Gehölze weisen den ursprünglichen Pflanzenbestand auf, so dass in diesen Inseln eventuell die Augenschmetterlingsraupen ihre natürlichen Wirtspflanzen finden. MIÈGE (1954) schreibt: „Les villages se signalent ordinairement de loin. Ils sont nichés dans des îlots forestiers, îlots fétiches qui constituent de véritables réserves forestières où

se sont réfugiées nombre d'espèces. Ils donnent une idée de ce que pouvait être la forêt primitive non dégradée installée dans des conditions favorables“.

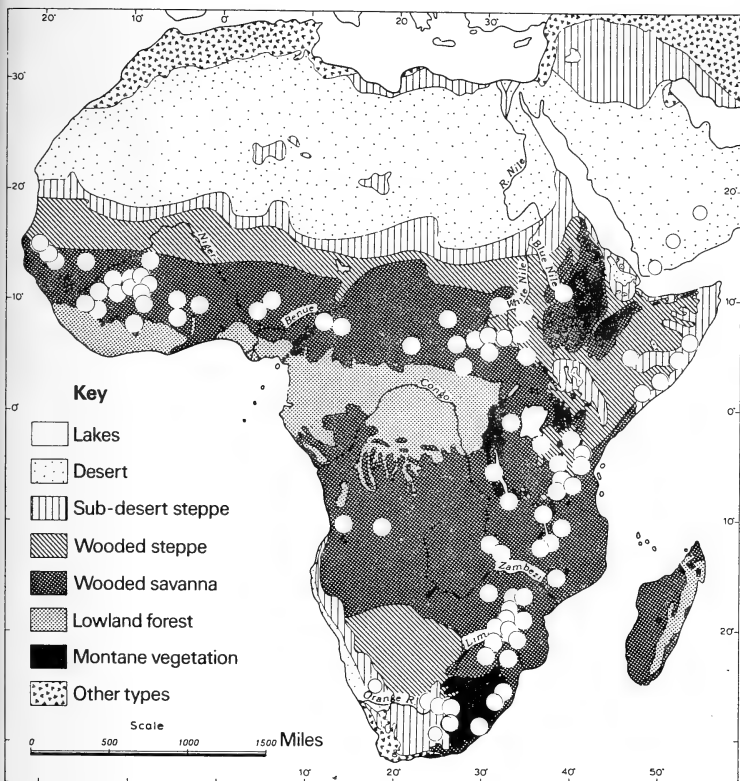


FIG. 17.

Die hauptsächlichsten Vegetationszonen Afrikas (nach CLOUDSLEY-THOMPSON, 1969) und Fundorte der augenbesuchenden Lepidopteren der Gattung *Areyophora*, mit und ohne Wirtsangaben.

In der Publikation über die ökologischen Verhältnisse der Verbreitungsbereiche der asiatischen und afrikanischen Augenschmetterlingsarten (BÜTTIKER, in Vorbereitung) wird auch versucht, die Systeme der Pflanzengesellschaften dieser beiden Kontinente zu vergleichen. Es ist auch interessant zu erwähnen, dass die beiden südamerikanischen Fundangaben von SHANNON (1928) in Misiones,

Argentinien, und von COLLENETTE und TALBOT (1928) im Cuyaba Distrikt, Matto Grosso, Brasilien, in einem Vegetationsgebiet mit einem ausgesprochenen abwechselnden Trockenheits- und Feuchtigkeitsrégime liegen.

Bei der Eintragung der afrikanischen Fundorte von Augenbesuchern, sowohl mit und ohne Wirtsangaben, auf einer Karte der Vegetationsgürtel ersehen wir, dass die beiden Guinea Subzonen (= wooded savanna) und die Sudan Savanne (= wooded steppe) als Verbreitungsgebiet zu bezeichnen sind (CLOUDSLEY — THOMPSON, 1969). Hierzu ist auch zu erwähnen, dass die Fundorte aus dem Gebiet von Middleburg, Graaff-Reinet und Richmond in der Karoo (Kap Provinz), von besonderem Interesse sind. Die dort vorherrschende Vegetation gehört dem „Danthonia-Rhenoster-Harpis Mountain Veld“ an (STAMPA, 1971), welche pflanzensoziologisch der „sub-desert Steppe“ oder der Sahel Savanne Westafrikas einzuordnen ist (Fig. 17). Über die Bedeutung der westafrikanischen Sahel-Savanne oder eventuell einzelner Wüstenstriche der Sahara kann im heutigen Stand der Untersuchungen nichts ausgesagt werden.

Ebenfalls zusammenfallend mit den verschiedenen Savannen-Gürteln, aber ganz speziell mit der Sudan- und Sahelzone, und ihrer Bioklimata fallen die Gebiete der ausgeprägten Viehzucht zusammen. Der grosse Wildreichtum Afrikas liegt ebenfalls in den erwähnten Savannen-Gürteln. Aus diesen Gründen wäre es angebracht, die Zusammenhänge der Keratoconjunctivis und deren hauptsächlichstes Verbreitungsgebiet, sowie ihres Übertragungsmodus näher zu untersuchen. Es ergibt sich somit ein besonderes Interesse für das senegambisch-sudanische Floren-Gebiet mit Fortsetzung in Form einerseits der Flora der nordostafrikanischen Hochländer und anderseits der Flora von Ost-Afrika und Angola (inkl. Malawi, Rhodesia, Moçambique, etc.), wie dies aus Figur 17 hervorgeht.

Aufgrund der vorläufigen Ergebnisse kann angenommen werden, dass die Wirtspflanze(n) der Raupen der bis jetzt mehr oder weniger häufig in allen Savannengürteln beobachteten Augenschmetterlingen ihre Verbreitung haben müssen. Dies scheint von besonderem Interesse zu sein, da doch ein Spielraum der Anzahl der Trockenheitsmonate zwischen drei bis elf Monate pro Jahr in den involvierten Savanntypen bekannt sind.

8. SCHLUSSFOLGERUNGEN UND ZUSAMMENFASSUNG

Erwartungsgemäss fanden sich in der Elfenbeinküste eine Anzahl augenbesuchender Schmetterlinge, welche z.T. aus andern Gebieten Afrikas schon bekannt waren. Aufgrund früherer Beobachtungen anderer Autoren und eigener Untersuchungen zeigt es sich, dass die Noctuiden-Gattung *Arcyophora* eine weite

Verbreitung in Afrika und Asien hat. Von West- und Südafrika erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der zwei hauptsächlichsten Arten, *A. patricula* und *A. longivalvis*, über die Savannengürtel nach Ostafrika mit Ausläufern bei *A. patricula* bis Arabien. *A. zanderi* scheint sich auf West-, Ost- und Zentralafrika zu beschränken, während *A. elegantula* einmal in Malawi auf einem Rind gefunden wurde. Der erste Fund von *A. endoglaucia* konnte während unserer Expedition in der Elfenbeinküste gemacht werden; auf der Basis weiterer aber spärlicher Meldungen, ohne Wirtsangabe, ergibt sich bis jetzt eine Verbreitung in den Savannenzonen des äthyopischen Faunengebietes.

Über *Eublemma pyrochroa* (Noctuidae) an Rind liegt eine erste Beobachtung aus der Elfenbeinküste vor. Die Artverbreitung erstreckt sich von Gambien bis Camerun. Die verwandte *E. admota* ist als Augenbesucher aus Südafrika bekannt.

Was die Pyraliden anbetrifft, sind bis jetzt *Filodes cocytusalis* und *Sylepta* sp. nahe *fulviceps* als sichere Augenbesucher zum ersten Mal in der Elfenbeinküste gefunden worden. Ebenfalls neu als augenbesuchende Art konnte im Verlauf der Expedition die Geometride *Scopula* sp. beobachtet werden.

Überdies fanden wir im Verlaufe von Nachtextkursionen einige suspekten Arten, welche zum Teil Gattungen angehören, die schon früher suspekten Arten in Asien stellten. Die in der Elfenbeinküste erstmals vermuteten Vertreter sind folgende:

<i>Epipagis olesialis</i>	(Pyralidae)
<i>Lamprosema</i> sp. nahe <i>acyperalis</i>	(Pyralidae)
<i>Psara bipunctalis</i>	(Pyralidae)
<i>Glyphodes negatalis</i>	(Pyralidae)
<i>Glyphodes</i> sp. nahe <i>stolalis</i>	(Pyralidae)
<i>Stenomorrhinus sericea</i>	(Pyralidae)
<i>Nephele comma</i> f. <i>comma</i>	(Sphingidae)
<i>comma</i> f. <i>derasa</i>	
<i>Nephele peneus</i> f. <i>peneus</i>	(Sphingidae)

Ganz speziell rätselhaft scheint uns das Verhalten der *Nephele* Arten, welche sehr oft stark die beobachteten Viehherden umschwärmten. Ein eigentlicher Augenbesuch konnte aber nie effektiv festgestellt werden. Was das Wirtsspektrum anbetrifft, erstrecken sich die positiven Beobachtungen während der Expedition auf domestizierte Arten, nämlich Hausrind (*Bos taurus* und *B. indicus*) und Pferd.

In bezug auf die Biotope in der Elfenbeinküste kann gesagt werden, dass sämtliche positiven Resultate aus dem Guinea Savannengürtel vorliegen. Die detaillierten Untersuchungen werden im Zusammenhang mit den Beobachtungen aus Asien bezüglich Pflanzenassoziationen und Bioklimata in einer späteren Arbeit publiziert.

Die mikrobiologischen Untersuchungen betreffend die Übertragung der

Erreger von der Keratoconjunctivitis epidemica, in Zusammenarbeit mit Herrn Prof. J. Nicolet, ergaben erste positive Ergebnisse. Auch diese Ergebnisse werden in einer gesonderten Publikation erfasst.

RÉSUMÉ

Huit espèces de lépidoptères ophtalmotropes nocturnes ont été dénombrées pour la première fois sur des hôtes mammifères lors d'une expédition en Côte d'Ivoire. Il s'agissait de 5 espèces de noctuelles, 2 espèces de pyrales et une espèce de géométridés. On a remarqué en outre 8 espèces présentant un comportement ophtalmotrope suspect. Ces papillons étaient des pyrales (6 espèces) et des sphinx (2 espèces). Il existe des cartes indiquant les zones de répartition des principaux ophtalmotropes enregistrés à ce jour en Afrique, c'est-à-dire d'*Arcyophora patricula*, *A. longivalvis* et *A. zanderi*. La carte de répartition de *A. (Setoctena) endoglauc*a a été en outre publiée. Des observations concernant les hôtes mammifères ont révélé que les bovins et les équidés sont les hôtes préférés; en Afrique du Sud, les moutons et les élans en font aussi partie. Des observations antérieures provenant d'autres parties d'Afrique ont été incluses à la présente étude. On s'est également référé aux biotopes et aux zones de végétation d'Afrique. Sur la base des résultats obtenus jusqu'ici, il semble que les lépidoptères ophtalmotropes d'Afrique se trouvent surtout dans les différents types de savane. Les résultats des recherches microbiologiques entreprises pendant l'expédition et relatives à la transmission de la *Keratoconjunctivitis epidemica* des bovins feront l'objet d'une autre publication.

SUMMARY

Eight species of nocturnal eye-frequenting Lepidoptera have been recorded for the first time on mammalian hosts during an expedition in the Ivory Coast. These belong to the Noctuids (5 species), to the Pyralids (2 species) and to the Geometrids (1 species). In addition eight species were encountered having shown a suspect eye-frequenting behaviour. These moths belong to the Pyralids (6 species), and Spingids (2 species). Maps showing the distribution of the main eye-frequenters so far recorded in Africa are given, namely for *Arcyophora patricula*, *A. longivalvis* and *A. zanderi*. In addition the distribution map of *A. (Setoctena) endoglauc*a is published. Observations regarding mammalian hosts indicate that bovines and equines are preferred hosts; additional hosts in Southern Africa are sheep and eland. Previous observations from other parts of Africa have been

included in this present paper. Reference has been made on biotopes and the vegetation zones in Africa. From the results gained so far it would appear that the eye-frequenting Lepidoptera of Africa occur mainly in the various Savanna types. The results of the microbiological investigations made during the expedition on the transmission of *Keratoconjunctivitis epidemica* of bovines will be published elsewhere.

BIBLIOGRAPHIE

- ADJANOHOON, E. 1964. Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire Centrale. *Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan*.
- ÄSCHLIMANN, A. 1967. Biologie et écologie des tiques (Ixodoidea) de Côte d'Ivoire. *Acta trop.* 24 (4): 281-405.
- AKÉ ASSI, L. 1963. Contribution à l'étude floristique de la Côte d'Ivoire et des territoires limitrophes. Thèse, Faculté des Sciences, Université de Paris, Série A, N° 946. *P. Lechevalier, Paris*.
- BÄNZIGER, H. 1968. Preliminary observations on a skin-piercing blood-sucking Moth (*Calyptra eustrigata* (Hmps) (Lep., Noctuidae) in Malaya. *Bull. ent. Res.* 58: 159-163.
- BÄNZIGER, H. 1970. The piercing mechanism of the Fruit-sucking Moth *Calpe* (*Calyptra*) *thalictri* Bkh. (Noctuidae) with reference to the Skin-piercing blood-sucking Moth *C. eustrigata* Hmps. *Acta trop.* 27: 54-88.
- BÄNZIGER, H. 1972. Diss.: Biologie der lacriphagen Lepidopteren in Thailand und Malaya. *Revue suisse Zool.* 79 (4): 2181-2269.
- BÄNZIGER, H. and W. BÜTTIKER. 1969. Records of eye-frequenting Lepidoptera from Man. *J. med. Ent.* 6 (1): 53-58.
- BOORMAN, J. 1961. The Hawkmoths of Nigeria. *Niger. Fld.* 25 (4): 148-172; 26 (1): 17-42.
- BRAIN, C. K. 1929. Insect pests and their control in S. Africa. *Cape Town*.
- BÜTTIKER, W. 1959. Observations on feeding habits of adult Westermanniinae (Lepid., Noctuidae) in Cambodia. *Acta trop.* 16 (4): 356-361.
- BÜTTIKER, W. 1959. Blood feeding habits of adult Noctuidae (Lepidoptera) in Cambodia. *Nature, Lond.* 184: 1167.
- BÜTTIKER, W. 1962a. Notes on two species of Westermanniinae (Lepid., Noctuidae) from Cambodia. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)*, 31, pts. 5-6: 73-76.
- BÜTTIKER, W. 1962b. Biological and morphological notes on the fruit-piercing and eye-frequenting Moths. *Proc. XI Int. Congr. Ent. Vienna, 1960, Verh.* 2: 10-15.
- BÜTTIKER, W. 1964a. New observations on eye-frequenting Lepidoptera from South-East Asia. *Verh. naturf. Ges. Basel.* 75 (2): 231-236, with 6 plates (1 in colour).
- BÜTTIKER, W. 1964b. Do eye-frequenting Lepidoptera occasionally trouble man? *World Health Organization, Geneva, WHO/EBL/29*: 64; mimeogr. docum.
- BÜTTIKER, W. 1965. New observations on eye-frequenting Lepidoptera from South-East Asia. *Proc. 12th Int. Congr. Ent. 1964, London*: 826-838.
- BÜTTIKER, W. 1967a. First records of eye-frequenting Moths from Ceylon. *Ceylon J. Sci. (Biol. Sci.)*. 7 (1/2): 91-95.

- BÜTTIKER, W. 1967b. First records of eye-frequenting Moths from India. *Revue suisse Zool.* 74 (6): 389-398.
- BÜTTIKER, W. 1967c. Biological notes on eye-frequenting Moths from N. Thailand. *Mitt. schweiz. Ent. Ges.* 39 (3/4): 151-179.
- BÜTTIKER, W. 1969a. First records of eye-frequenting Lepidoptera from Nepal. *Revue suisse Zool.* 76 (2): 363-370.
- BÜTTIKER, W. 1969b. First records of eye-frequenting Lepidoptera from E. Pakistan. *Mitt. schweiz. Ent. Ges.* 42 (4): 305-312.
- BÜTTIKER, W. 1971. First records of eye-frequenting behaviour of Lepidoptera in Nigeria. *Bull. ent. Soc. Nigeria*, 2: 105-110 (1970).
- BÜTTIKER, W. 1972. Observations préliminaires sur les lépidoptères ophtalmotropes dans la République démocratique du Zaïre. *Mitt. schweiz. Ent. Ges.* 45 (1-3): 31-34.
- BÜTTIKER, W. In Vorbereitung. Biotopes and their bioclimates of eye-frequenting Lepidoptera.
- BÜTTIKER, W. und J. A. WHELLAN. 1966. Records of eye-frequenting Moths from Rhodesia. *Rhodesia agric. J.* 63 (2): 24-27.
- CARCASSON, R. H. 1967. Revised catalogue of the African Sphingidae (Lepidoptera). *J. E. Afr. nat. Hist. Soc. natn. Mus.*
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. 1969. The Zoology of tropical Africa. *London*.
- COLLENETTE, C. L. and G. TALBOT. 1928. Observations on the bionomies of the Lepidoptera of Matto Grosso, Brazil. *Trans. ent. Soc. Lond.* 74: 391-409.
- DIERL, W. 1970. Grundzüge einer ökologischen Tiergeographie der Schwärmer Ostnepals. *Khumbu Himal.* 3 (3): 328-329.
- FLETCHER, D. S. 1954. A synonymic revision of the genus *Arcyophora* Guinée (Agrotidae, Westermanniinae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (B), 23: 197-200.
- FLETCHER, D. S. 1966 und 1971. Persönliche Mitteilungen.
- GUILBRIDE, P. D. L., L. BARBER and A. M. G. KALIKWANI. 1959. Bovine infectious Keratitis suspected moth-borne outbreak in Uganda. *Bull. epizoot. Dis. Afr.* 7: 149-154.
- JOANNIS, J. de. 1911. Observations sur les moeurs de quelques *Noctuidae* (*Acontianae*) et descriptions d'une espèce nouvelle. *Bull. Soc. ent. Fr.* Séance 22 mars: 118-119.
- LEWIS, D. J. 1960. Medical entomology in the Sudan Republic. *Sudan Notes Rec.* 39: 11-24.
- MARSHALL, G. A. K., W. JACK and S. A. NEAVE. 1915. A noctuid Moth feeding on the moisture from the eyes of Mules. *Proc. ent. Soc. Lond.*: 117-119.
- MIÈGE, J. 1954. Les savanes et forêts claires de Côte d'Ivoire. Notices botaniques et itinéraires commencés. 8. *Congrès international de Botanique. Paris-Nice*.
- NICOLET, J. et W. BÜTTIKER. 1973. Observations sur la kératoconjonctivite en relation avec les lépidoptères ophtalmotropes en Côte d'Ivoire. (en préparation).
- PINHEY, E. 1960. In BÜTTIKER, W. und J. A. WHELLAN. 1966 (*loc. cit.*).
- PINHEY, E. 1962. Hawkmoths of Central and Southern Africa. *Longmans, London*.
- PLATT, E. E. 1921. List of foodplants of some South African lepidopterous larvae. *S. Afr. J. nat. Hist.* 3: 114.
- RAHM, U. 1954. La Côte d'Ivoire, Centre de Recherches tropicales. *Acta trop.* 11 (3): 1-73.
- REID, E. T. M. 1954. Observations on feeding habits of adult *Arcyophora*. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (B), 23: 200-204.

- SHANNON, R. C. 1928. Zoophilous Moths. *Science*, N. Y. 68 (1767): 461-462.
- STAMPA, S. 1971. Persönliche Mitteilung.
- du TOIT, R. 1958. Persönliche Mitteilung.
- VIETTE, P. 1970. Persönliche Mitteilung.

Adresse de l'auteur :

c/o CIBA-GEIGY AG.
Postfach
CH-4002 Basel
Schweiz

Systématique évolutive des *Pseudosinella*. IX (Insecta: Collembola)

par

Maria Manuela da GAMA

Avec 5 figures dans le texte

SOMMAIRE

INTRODUCTION	46
TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES	47
1. <i>Pseudosinella albida</i> (STACH, 1930) s. STOMP, 1971	47
2. <i>Pseudosinella</i> sp.	48
3. <i>Pseudosinella octopunctata</i> BÖRNER, 1901	49
4. <i>Pseudosinella hauseri</i> n. sp.	49
5. <i>Pseudosinella fallax</i> BÖRNER, 1903	51
6. <i>Pseudosinella annemariae</i> STOMP, 1972	51
7. <i>Pseudosinella efficiens</i> GISIN et GAMA, 1969a.	52
8. <i>Pseudosinella aelleni</i> n. sp.	52
9. <i>Pseudosinella lamperti lamperti</i> (SCHÄFFER, 1900)	54
10. <i>Pseudosinella lamperti germanica</i> n. ssp.	54
11. <i>Pseudosinella duodecimocellata</i> HANDSCHIN, 1928	56
12. <i>Pseudosinella kwartirnikovi</i> n. sp.	57
13. <i>Lepidocyrtus violaceus</i> LUBBOCK, 1873	58
14. <i>Lepidocyrtus lignorum</i> FABRICIUS, 1775	59
15. <i>Lepidocyrtus lignorum</i> var.	60
RÉSUMÉ	61
ZUSAMMENFASSUNG	61
SUMMARY	62
BIBLIOGRAPHIE PRINCIPALE	62

INTRODUCTION

Les espèces et la sous-espèce de *Pseudosinella* étudiées ci-dessous, dont trois espèces et la sous-espèce sont nouvelles, sont des représentants de deux lignées généalogiques ; les neuf premières espèces et la sous-espèce appartiennent à la lignée, dont l'ancêtre est probablement *Lepidocyrtus pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965 (p présent sur l'abd. II, r du labium rudimentaire) ; l'espèce-mère de la lignée des deux dernières espèces doit être *Lep. pseudosinelloides* GISIN, 1967 (p absent, R cilié) (voir GISIN 1967 : 7 et 20).

Dans cet article, j'étudie encore deux espèces et une variété du genre *Lepidocyrtus*.

Les matériaux qui concernent ces taxa sont soit endogés soit cavernicoles. Les endogés proviennent des Iles de Grèce, tandis que les cavernicoles ont été récoltés en Turquie, Bulgarie, France et en Allemagne.

Je remercie vivement le Dr B. Hauser, du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, qui m'a soumis ses récoltes faites en Grèce et celles du Dr M. Kwartirnikov dans des grottes de Bulgarie et du Dr V. Sbordoni dans des grottes de Turquie et en Grèce, à qui vont également mes remerciements cordiaux. Je voudrais aussi remercier M^{me} N. Poinot et le Dr K. Dobat pour m'avoir remis leurs matériaux troglobies de Provence et d'Allemagne, respectivement.

* * *

Je commence ici une numérotation de mes articles concernant la « Systématique évolutive des *Pseudosinella* », et je considère les publications précédentes numérotées comme suit :

- GISIN, H. et M. M. DA GAMA, 1969. Espèces nouvelles de *Pseudosinella cavernicoles*.
 I. *Revue suisse Zool.* 76: 143-181.
- 1969a. Deux espèces nouvelles de *Pseudosinella cavernicoles*. II. *Revue suisse Zool.* 76: 289-295.
 - 1970. *Pseudosinella cavernicoles* de France. III. *Revue suisse Zool.* 77: 161-188.
 - 1970a. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de *Pseudosinella cavernicoles*. IV. *Revue suisse Zool.* 77: 293-303.
 - 1970b. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de *Pseudosinella cavernicoles* du groupe *vandeli*. V. *Revue suisse Zool.* 77: 867-876.
 - 1971. Notes taxonomiques et évolutives sur trois espèces nouvelles de

Pseudosinella cavernicoles provenant de Yougoslavie et de Roumanie. VI. *Revue suisse Zool.* 78: 217-225.

— 1972. Notes taxonomiques et évolutives sur *Pseudosinella immaculata* et *Ps. dobati*. VII. *Revue suisse Zool.* 79: 253-259.

— 1972a. *Pseudosinella cavernicoles* d'Espagne. VIII. *Revue suisse Zool.* 79: 261-278.

Quant à la répartition du matériel concernant les espèces traitées dans cette publication, j'adopte pour les Institutions où il est déposé les initiales suivantes : Muséum d'Histoire naturelle de Genève — M. G. Musée zoologique de l'Université de Coimbra — M. C.

TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES

1. *Pseudosinella albida* (STACH, 1930) s. STOMP, 1971

Stations :

Céphalonie :

Sami, tamisage au-dessous du Monastère d'Agrilion, sous *Juniperus phœnicia*, *Arbutus unedo* et *Pistacia lentiscus*, 12 exemplaires, leg. B. Hauser, 12.IV.1970 (Ke-70/27). 8 exemplaires, en préparation (M.G.); 4 exemplaires, en préparation (M.C.).

Sami, route vers Poros, entre Benetata et le lac A. Nikolaou, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 13.IV.1970 (Ke-70/29). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Sami, route vers le Mont Aenos, environs du col d'Agapidias, 700 m, tamisage dans la pente du Mont Rudi, sous *Quercus ilex*, *Abies cephalonica* et *Arbutus pæonia*, 45 exemplaires, leg. B. Hauser, 14.IV.1970 (Ke-70/31). 12 exemplaires, en préparation, et 28 exemplaires, en alcool (M.G.); 5 exemplaires, en préparation (M.C.).

Sami, sur le sommet du Mont Aenos, entre la Station de télévision et le point le plus haut, environ 1600 m, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 14.IV.1970 (Ke-70/33). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Mont Rudi, échantillon de terre sous *Abies*, très nombreux exemplaires, leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/50). 3 exemplaires, en préparation, et de très nombreux exemplaires, en alcool (M.G.); 3 exemplaires, en préparation (M.C.).

Mont Rudi, échantillon de terre sous phrygana (*Pistacia*), une quarantaine d'exemplaires, leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/52). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Mont Aenos, échantillon de terre sous *Abies*, près de la Station forestière, environ 1100 m, nombreux exemplaires, leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/53). La plupart des exemplaires, en alcool (M.G.); 12 exemplaires, en alcool (M.C.).

Mont Aenos, entre 1100 et 1350 m, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/54). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Mont Aenos, tamisage sous *Abies*, près de la Station forestière, environ 1100 m, 2 juv., leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/61). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Péloponnèse:

Patras, environs de l'Université, échantillon de terre, 20 exemplaires, leg. B. Hauser, 21.III.1971 (Gr-71/3). 6 exemplaires, en préparations, et 14 exemplaires, en alcool (M.G.).

Gorge de Kalavrita, tamisage sous des platanes, une trentaine d'exemplaires, leg. I. Löbl, 3.IV.1971 (Gr-71/75). 3 exemplaires, en préparation, et le reste des exemplaires, en alcool (M.G.).

Zante:

Katastarion, garrigue au pied des rochers derrière le village, échantillon de terre, 8 exemplaires, leg. B. Hauser, 23.III.1971 (Gr-71/10). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Mont Skopos, échantillon de terre sous des cyprès, environ 330 m, 23 exemplaires, leg. B. Hauser, 24.III.1971 (Gr-71/16). 20 exemplaires, en alcool (M.G.); 3 exemplaires, en préparation (M.C.).

Leucade:

Bosquet d'oliviers au-dessus de Kaligoni, sous des feuilles mortes, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 26.III.1971 (Gr-71/24). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Karya, dans les vignobles autour du village, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 28.III.1971 (Gr-71/41). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Grèce, nom. Ioannina, Katara, 1800 m, 1 exemplaire, leg. Brignoli, 29.VII.1967 (Sbo-71/15). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

2. *Pseudosinella* sp.

Taxonomie et évolution :

Dans une seule station de l'île de Céphalonie, citée ci-dessous, parmi une quarantaine de jeunes spécimens de *Ps. albida*, il y en a un adulte, qui s'éloigne des autres par la présence des macrochètes A et Q₁ sur l'abd. II, au lieu des microchètes a et q₁.

Si plus tard, il se confirme qu'il s'agit d'une espèce différente, elle serait l'ancêtre direct de *Ps. octopunctata*, les deux espèces ne se distinguant que par le nombre des yeux (5 + 5 - 4 + 4).

Station :

Céphalonie, Sami, route vers le Mont Aenos, environs du col d'Agapidias, 700 m, tamisage dans la pente du Mont Rudi, sous *Quercus ilex*, *Abies cephalonica* et *Arbutus pæonia*, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 14.IV.1970 (Ke-70/31). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

3. *Pseudosinella octopunctata* BÖRNER, 1901

Taxonomie :

En Turquie, on pouvait plutôt s'attendre à trouver *Ps. picta* BÖRNER, 1903 nov. comb. au lieu de *Ps. octopunctata* (GISIN 1967a: 9-11).

Néanmoins, les exemplaires de Turquie, mentionnés ci-dessous, sont identiques à ceux de Finlande et de Suisse (GISIN 1967a: 11), et à ceux des Iles Canaries (HÜTHER 1970: 7), dont le Dr Hüther a eu l'amabilité de me faire parvenir 1 exemplaire.

J'ajoute aux dessins très détaillés du Dr Hüther une description sommaire des caractères chétotaxiques de cette espèce:

Chétotaxie dorsale: R111/10/0301+2. Chétotaxie de l'abd. II: pABQ₁q₂; chez quelques-uns de mes exemplaires de petite taille, on observe, sur l'abd. II, un microchète q₁ au lieu d'un macrochète Q₁, ou chez quelques autres, Q₁ est asymétrique; il paraît donc que Q₁ n'existe que chez les spécimens complètement adultes. Base du labium: MrEL₁L₂. Soie accessoires de l'abd. IV absente.

Station :

Turquie, vil. Diyarbakir, grotta Korkha, 6 exemplaires, leg. V. Sbordon, 23.VI.1968 (Sbo-70/32). 4 exemplaires, en préparations (M.G.); 2 exemplaires, en préparations (M.C.).

4. *Pseudosinella hauseri* n. sp.

Figs. 1 et 2

Taxonomie et évolution :

Cette intéressante espèce, à 3+3 yeux, est très voisine, du point de vue généalogique, de *Ps. octopunctata* BÖRNER, 1901 (4+4 yeux), et de *Ps. imparipunctata* GISIN, 1953 (2+2 yeux), car les caractères non adaptatifs de la chétotaxie sont absolument identiques chez ces trois espèces. Si l'on ne tenait compte que de ces particularités et du nombre des yeux, on pourrait admettre que *Ps. hauseri* n. sp. faisait la transition entre les deux autres espèces; néanmoins, la confor-

mation de la griffe de la nouvelle espèce, avec la dent impaire assez basale, située à environ 40% de sa crête interne, pose des difficultés en ce qui concerne cette hypothèse phylogénétique.



FIG. 1.

Pseudosinella
hauseri n. sp.
Yeux, côté
droit.

Ps. hauseri n. sp. se rapproche aussi généalogiquement de *Ps. fallax* BÖRNER, 1903 (3+3 yeux), dont elle ne se distingue, en ce qui concerne la chétotaxie, que par le macrochète Q_1 de l'abd. II. Toutefois, la griffe de la nouvelle espèce est plus évoluée que celle de *fallax*, ainsi que les antennes, qui sont relativement un peu plus longues chez *hauseri* que chez l'espèce de BÖRNER. La nouvelle espèce se sépare encore de *fallax* par la grandeur et la disposition des yeux.

Description :

Taille: 0,9-1 mm. Le pigment se trouve uniquement dans les 3+3 yeux, dont la grandeur relative et la disposition sont indiquées sur la figure 1. Antennes/diagonale céphalique = 1,5 environ. Les deux sensilles de l'organe antennaire III ont la forme de petits bâtonnets cylindriques. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux:

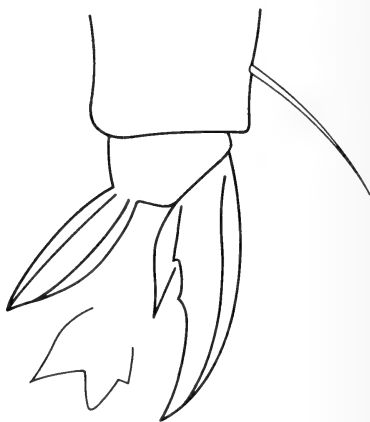


FIG. 2.

Pseudosinella hauseri n. sp. Griffes III, face antérieure.

R111/10/0301+2. Chétotaxie de l'abd. II: $pABQ_1q_2$. Base du labium: $MrEL_1L_2$; r est rudimentaire et les autres poils sont nettement ciliés. Soies accessoires de l'abd. IV ne comprenant pas la soie s . Chacune des plaques dorsoapicales du

manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 2 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La dent impaire de la griffe (fig. 2) est très petite et située à environ 40% de sa crête interne. Les dents proximales sont placées à peu près au même niveau; la proximale postérieure est très développée, terminant en pointe étirée, tandis que la proximale antérieure est très petite. Empodium (voir la fig. 2). Ergot tibiotarsal long et pointu (fig. 2). La dent apicale du mucron est un peu plus grande que l'anteapicale.

Station :

Leucade, bord de la mer près de Moni, 5 exemplaires, leg. V. Mahnert, 27.III.1971 (Gr-71/33) — station de l'holotype.

Idem, 77 exemplaires, leg. B. Hauser, 14.IV.1972 (Io-72/36).

Idem, 14 exemplaires, leg. V. Mahnert, 14.IV.1972 (Io-72/37).

Types :

L'holotype et 3 paratypes, en préparations, et 82 paratypes, en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. 10 paratypes, en préparations, se trouvent au Musée zoologique de l'Université de Coimbra.

5. *Pseudosinella fallax* BÖRNER, 1903

Stations :

Céphalonie, Sami, route en direction d'Argostolion, environ 11 km de Sami, tamisage dans la macchia, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 6.IV.1970 (Ke-70/1). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Péloponnèse, Patras, environs de l'Université, tamisage, 2 exemplaires, leg. I. Löbl, 21.III.1971 (Gr-71/2). Ces 2 exemplaires, en préparation (M.G.).

6. *Pseudosinella annemariae* STOMP, 1972

Stations :

Céphalonie:

Mont Rudi, échantillon de terre sous *Abies*, assez nombreux exemplaires, leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/50). 2 exemplaires, en préparation, et de nombreux exemplaires, en alcool (M.G.); 3 exemplaires, en préparation, et 10 exemplaires, en alcool (M.C.).

Mont Rudi, échantillon de terre sous phrygana (*Pistacia*), 9 exemplaires, leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/52). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Zante, Mont Skopos, échantillon de terre sous des cyprès, environ 330 m,

23 exemplaires, leg. B. Hauser, 24.III.1971 (Gr-71/16). 3 exemplaires, en préparation, et 20 exemplaires, en alcool (M.G.).

Péloponnèse, gorge de Kalavrita, tamisage sous des platanes, 1 exemplaire, leg. I. Löbl, 3.IV.1971 (Gr-71/75). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

7. *Pseudosinella efficiens* GISIN et GAMA, 1969a

Taxonomie :

Dans la description originale de *Ps. efficiens*, le nombre exact de macrochètes du thorax II n'a pas pu être précisé, car ce détail n'est pas constant chez le petit nombre de types.

Grâce à un abondant matériel de Provence, aimablement communiqué par M^{me} Poinot, j'ai pu confirmer que chez cette espèce le thorax II possède 4 macrochètes de chaque côté.

Stations :

Grotte Roland, Massif de Marseilleveyre (près de Marseille), dépôt de bois pourri, une vingtaine d'exemplaires. 3 exemplaires, en préparation, et 10 exemplaires, en alcool (M.G.); 6 exemplaires, en préparation (M.C.).

Saint-Cassien, gouffre, Massif de la Sainte-Baume, 4 exemplaires (mal conservés). Ces exemplaires, en préparation (M.G.).

Regaie de Néoule, Massif de Siou Blanc, Exsurgence temporaire, 1 km de galeries, 20 exemplaires. 5 exemplaires, en préparations, et 10 exemplaires, en alcool (M.G.); 5 exemplaires, en préparations (M.C.).

Saint-Sépulcre, Région de Mirabeau, Vaucluse, 1 exemplaire. Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

8. *Pseudosinella aelleni* n. sp.

Fig. 3

Taxonomie et évolution :

Les détails chétotaxiques non adaptatifs de la nouvelle espèce sont identiques à ceux de *Ps. lamperti lamperti* (SCHÄFFER, 1900). Mais les caractères adaptatifs, concernant la conformation de la griffe et de l'empodium, et la longueur relative des antennes, placent l'espèce de SCHÄFFER dans un niveau anagénétique beaucoup plus avancé que *Ps. aelleni* n. sp.

La griffe de la nouvelle espèce ressemble à celle de *Ps. dohati* GISIN, 1965a, bien qu'il y en ait quelques différences, surtout en ce qui concerne la taille relative de la dent proximale antérieure par rapport à la dent impaire.

Description :

Taille: 1,5-1,6 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,5-1,6. L'organe antennaire III est pourvu de deux sensilles élargis et de quelques autres sensilles supplémentaires; vers l'apex de l'antenne II je n'ai observé qu'un sensille. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux : R011/32/0201+2, dont la disposition est presque identique à celle de *Ps. lamperti lamperti* (fig. 14 in: GÏSIN 1963: 93), sauf en ce qui concerne la position du pseudopore de l'abd. IV par rapport aux macrochètes médiaux: chez la nouvelle espèce, ce pseudopore est situé à peu près à la même distance des deux macrochètes. Chétotaxie de l'abd. II: pABq₁q₂. Base du labium: M₁M₂rEL₁L₂; tous ces poils, à l'exception de r qui est rudimentaire, sont ciliés. Soies accessoires de l'abd. IV ne comprenant pas une soie s. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 2-3 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La dent impaire de la griffe (fig. 3) est située à environ 50% de sa crête interne. La dent proximale postérieure est beaucoup plus développée et un plus proximale que la proximale antérieure; cette dent est à peu près identique à la dent impaire. Empodium voir figure 3. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 3). La dent apicale du mucron est plus longue que l'antéapicale.

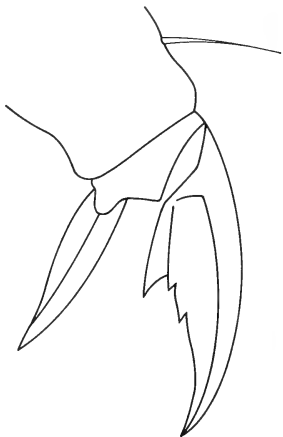


FIG. 3.

Pseudosinella æleni n. sp. Griffe III, face antérieure.

Station :

Allemagne, Jura Souabe (Schwäbische Alb), Lonetal, Bärenhöhle, an Käseköder, 10 exemplaires, leg. K. Dobat, 5.X.1970.

Types :

L'holotype, et 4 paratypes, en préparations, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. 3 paratypes, en préparations, se trouvent au Musée zoologique de l'Université de Coimbra, et 2 paratypes, en préparation, dans la collection du Dr K. Dobat.

9. *Pseudosinella lamperti lamperti* (SCHÄFFER, 1900)

Stations :

Allemagne, Jura Souabe (Schwäbische Alb):

Gussmannshöhle (links) = Krebssteinhöhle, 5 exemplaires, leg. K. Dobat, 18.XI.1962 (Ig/24). 1 exemplaire, en préparation, et 4 exemplaires, en alcool (M.G.).

Schillerhöhle, Urach, 3 exemplaires, leg. K. Dobat, 8.XII.1962 (Ig/25). 2 exemplaires, en alcool (M.G.); 1 exemplaire, en préparation (M.C.).

Idem, an Pilzmyzel, 2 exemplaires, leg. K. Dobat, 2.VI.1963 (Ig/32). 2 exemplaires, en préparations (M.G.).

Künstl. Höhle, am Brenzursprung bei Königsbronn, 1 exemplaire, leg. K. Dobat, 30.XII.1962 (Ig/27). 1 exemplaire, en préparation (M.G.).

Bauerloch, Neuffen, an *Polyporus* sp., 1 exemplaire, leg. K. Dobat, 1.VI.1963 (Ig/31). 1 exemplaire, en préparation (M.G.).

Idem, bei ca 60-90 Meter auf Wasser, 6 exemplaires, leg. K. Dobat, 24.IX.1966. 5 exemplaires, en alcool (M.G.); 1 exemplaire, en préparation (coll. Dobat).

Montmilchhöhle, Dontal bei Schlattstall, in der 2. Halle auf Wasser in Lehmkuhlen, 1 exemplaire, leg. K. Dobat, 20.VII.1966 (Ig/41). Cet exemplaire, en préparation (M.C.).

Elsachbröller, hinter Angtschluf, 9 exemplaires, leg. K. Dobat, 22.X.1966. 2 exemplaires, en préparation, et 6 exemplaires, en alcool (M.G.); 1 exemplaire, en préparation (M.C.).

Wilhelmshöhle = Hillerfelshöhle/Erkenbrechtsweiler, 1 exemplaire, leg. K. Dobat, 9.VII.1967. Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Neidlinger Tropfsteinhöhle, 1 exemplaire, leg. K. Dobat, 3.III.1968. Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

10. *Pseudosinella lamperti germanica* n. ssp.

Fig. 4

Taxonomie :

La nouvelle sous-espèce, dont j'ai examiné de nombreux spécimens, cités ci-dessous¹, se sépare de la forme principale par les caractères suivants :

¹ J'ai encore examiné une partie du matériel provenant de grottes du Jura Souabe (Schwäbische Alb), Allemagne - Gussmannshöhle, Gutenberghöhle, Falkensteiner Höhle et Montmilchhöhle - et publié par M. Gisin comme *Ps. lamperti* (GISIN 1963: 91), et encore d'autres matériaux provenant de Schillerhöhle, de Bärenhöhle, de Gussmannshöhle, de Montmilchhöhle, de Bauerloch et de Künstl. Höhle, faisant partie de la collection de M. Gisin. A l'exception des spécimens de Bärenhöhle, qui appartiennent à *Ps. lamperti germanica* n. ssp., tous les autres sont *Ps. lamperti lamperti*.

1. La dent proximale postérieure de la griffe est beaucoup plus développée et étirée que chez *lamperti lamperti* (fig. 4, et fig. 11 in: GISIN 1963: 90).

2. Le pseudopore de l'abd. IV est placé à peu près à la même distance des deux macrochètes médiaux chez *Ps. lamperti germanica* n. ssp., tandis que chez la forme principale, il est beaucoup plus proche du macrochète médial postérieur que du médial antérieur (fig. 14 in: GISIN 1963: 93).

3. Les antennes semblent être un peu moins longues chez la nouvelle sous-espèce que chez *lamperti lamperti*.

Stations et types :

Allemagne, Jura Souabe (Schwäbische Alb):

Südliche Eppenzillhöhle, bei Urach, 6 exemplaires, leg. K. Dobat, 29.VI.1968 (station de l'holotype). L'holotype, en préparation, et 5 paratypes, en alcool (M.G.).

Bärenhöhle, bei Erpfingen, an Pilzmyzel, 4 exemplaires, leg. K. Dobat, 23.V.1963 (Ig34). 2 paratypes, en alcool (M.G.); 2 paratypes, en préparation (M.C.).

Linkenboldshöhle, 10 exemplaires, leg. K. Dobat, 28.VI.1963. 4 paratypes, en préparations, et 4 paratypes, en alcool (M.G.); 2 paratypes, en préparation (M.C.).

Gönninger Höhle, 2 exemplaires, leg. K. Dobat, 26.XI.1966. 1 paratype, en préparation, et 1 paratype, en alcool (M.G.).

Glemser Hölloch, Sinterbecken, 4 exemplaires, leg. K. Dobat, 20.1.1967. 1 paratype, en préparation, et 1 paratype, en alcool (M.G.); 2 paratypes, en préparation (M.C.).

Gutensteiner Höhle/Donautal, bei ca 30 Meter, 3 juv., leg. K. Dobat, 14.V.1967. Ces paratypes, en alcool (M.G.).

Höhnberg-Tunnelhöhle (linker Gang, am Ende), 1 exemplaire, leg. K. Dobat, 14.V.1967. 1 paratype, en préparation (M.G.).

Mühlheimer Felsenhöhle, untere Halle, 4 exemplaires, leg. K. Dobat, 26.V.1967. 2 paratypes, en préparation, et 1 paratype, en alcool (M.G.); 1 paratype, en préparation (M.C.).

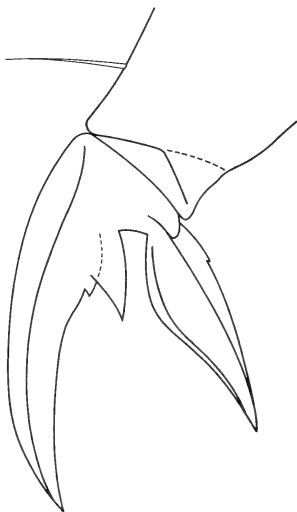


FIG. 4.

Pseudosinella lamperti germanica n. ssp.
Griffe III, face postérieure.

Friedrichshöhle/Königsheim, 4 exemplaires, leg. K. Dobat, 28.V.1967. 2 paratypes, en préparations (M.G.); 1 paratype, en préparation (M.C.); 1 paratype, en préparation (coll. Dobat).

Nebelhöhle/Endhalle, 1 exemplaire, leg. K. Dobat, 4.VI.1967. 1 paratype, en préparation (M.G.).

11. *Pseudosinella duodecimocellata* HANDSCHIN, 1928

Synonymie :

Pseudosinella duodecimocellata HANDSCHIN, 1928.

Pseudosinella duodecimoculata; HANDSCHIN 1929 (lapsus).

Taxonomie :

Je voudrais faire remarquer les intéressantes trouvailles, citées dans les stations de cette espèce, la plupart desquelles sont des matériaux topotypiques.

Stations :

Bulgarie:

Höhle Ledenika, bei Wratza, 100-200 Meter Tiefe, 6 topotypes, leg. M. Kwartirnikov, 12.IV.1970 (Bg-70/6). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Idem, 3 topotypes, leg. M. Kwartirnikov, 20.IV.1970 (Bg-70/4). 1 exemplaire, en préparation (M.G.); 2 exemplaires, en préparation (M.C.).

Idem, aus ca 50 Meter Tiefe, 9 topotypes, leg. M. Kwartirnikov, 1-5.II.1970 (Bg-71/1). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Idem, aus ca 80 Meter Tiefe, 13 topotypes, leg. M. Kwartirnikov, 22-28.X.1971 (Bg-71/16). 9 exemplaires, en alcool (M.G.); 4 exemplaires, en alcool (M.C.).

Abgrund bei der Stadt Etropole, Zentrales Balkangebirge, senkrechte Tiefe von etwa 20 Meter, 1 exemplaire, leg. M. Kwartirnikov, 23.IV.1970 (Bg-70/3). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Höhle im Zentralbalkan auf 1100 Meter Meereshöhe, auf morschem Holz und unter Steinen in ca 50 Meter Tiefe; die Höhle liegt 200 Meter neben der Strasse Gabrovo (= 18 km von der Höhle) - Kasanlak (= 22 km von der Höhle) und zwar nahe dem Berghotel und der Tankstelle, 5 exemplaires, leg. M. Kwartirnikov, 25.IV.1970 (Bg-71/3). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Höhle Zidanka, ca 300 Meter Tiefe, 1 exemplaire, leg. M. Kwartirnikov, 2.IV.1970 (Bg-70/7). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Temnata Dupka bei Lakatnik, in ca 200 Meter Tiefe, 2 exemplaires très abîmés, leg. M. Kwartirnikov, 15.VIII.1971 (Bg-71/9). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

12. *Pseudosinella kwartirnikovi* n. sp.

Fig. 5

Taxonomie et évolution :

Ps. kwartirnikovi n. sp. semble appartenir à la même lignée généalogique de *Ps. intemerata* GISIN et GAMA, 1969, dont il doit être un ancêtre plus ou moins direct.

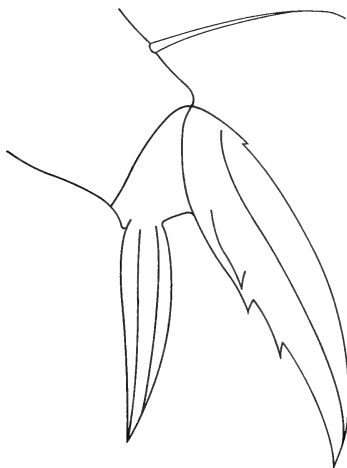


FIG. 5.

Pseudosinella kwartirnikovi n. sp. Griffe III, face antérieure.

En effet, chez ces deux espèces, la présence de la soie p de abd. II est corrélative avec R du labium cilié, et la soie accessoire s de l'abd. IV existe également. On connaît actuellement la corrélation p-R chez quelques autres espèces européennes de *Pseudosinella* (*Ps. theodoridesi* GISIN et GAMA, 1969, *Ps. superduodecima* GISIN et GAMA, 1970, *Ps. subduodecima* GISIN et GAMA, 1970, *Ps. problematica* GISIN et GAMA, 1971, *Ps. racovitzai* GISIN et GAMA, 1971 et *Ps. jeanneli* GISIN et GAMA, 1971), mais ces espèces présentent d'autres détails chétotaxiques, qui les placent probablement dans des lignées généalogiques distinctes: les trois dernières espèces doivent dériver de *Lepidocyrtus serbicus* DENIS, 1936, tandis que la position généalogique des autres est incertaine.

Description :

Taille: 1,2-1,9 mm. Il y a du pigment ponctiforme relativement dense sur tout le corps et portions proximales des appendices et concentré sur le front et dans les 6+6 yeux; quelquefois, le pigment peut même s'étendre sur les fémurs et sur les tibiotarses. Antennes/diagonale céphalique = 1,5-1,6. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/00/0101+2. Chétotaxie de l'abd. II: paBq₁q₂. Base du labium: M₁M₂REL₁L₂; tous ces poils sont ciliés. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 4-10 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La dent impaire de la griffe (fig. 5) est située à environ 60% de sa crête interne. Les dents proximales sont peu développées, la proximale postérieure étant plus basale que la proximale antérieure. Empodium, voir figure 5. Ergot tibiotarsal non spatulé (fig. 5). La dent apicale du mucron est généralement plus petite que l'anteapicale.

Stations et types :

Bulgarie:

Höhle Gurljova Dupka, in einer Tiefe von 20-50 Meter, auf morschem Holz. Die Höhle liegt bei dem Dorf Kruschuna, Bezirk Lovec (die nächst liegende Höhle hat die Katasternummer Lv 40), 27 exemplaires (parmi lesquels des jeunes et des exemplaires abîmés), leg. M. Kwartirnikov, 23-25.IX.1971 (Bg-71/8 - station de l'holotype). L'holotype et 3 paratypes, en préparations, et 20 paratypes, en alcool (M.G.); 3 paratypes, en préparations (M.C.).

Höhle Tavantscheto, liegt in ca 100 Meter Entfernung von der Gurljova Dupka, 1 exemplaire, leg. M. Kwartirnikov, 23-25.IX.1971 (Bg-71/10). Ce paratype, en préparation (M.G.).

Höhle im Zentralbalkan auf 1100 Meter Meereshöhe, auf morschem Holz und unter Steinen in ca 50 Meter Tiefe; die Höhle liegt 200 Meter neben der Strasse Gabrovo (= 18 km von der Höhle) - Kasanlak (= 22 km von der Höhle) und zwar nahe dem Berghotel und der Tankstelle, 3 exemplaires abîmés, leg. M. Kwartirnikov, 25.IV.1970 (Bg-71/3). Ces paratypes, en alcool (M.G.).

Idem, 10 exemplaires, leg. M. Kwartirnikov, 22-28.X.1971 (Bg-71/15). 2 paratypes, en préparation, et 5 paratypes, en alcool (M.G.); 3 paratypes, en alcool (M.C.).

13. *Lepidocyrtus violaceus* LUBBOCK, 1873*Station :*

Bulgarie:

Höhle Gurljova Dupka in einer Tiefe von 20-50 Meter, auf morschem Holz. Die Höhle liegt bei dem Dorf Kruschuna, Bezirk Lovec, 1 exemplaire, leg.

M. Kwartirnikov, 23-25.IX.1971 (Bg-71/8). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

14. *Lepidocyrtus lignorum* FABRICIUS, 1775

Taxonomie :

Mes exemplaires sont en général identiques à ceux décrits par M. Gisin (GISIN 1964 et 1964a), avec lesquels je les ai comparés, sauf en ce qui concerne quelques petits détails :

Chez mes spécimens, le pigment se trouve non seulement dans les yeux, dans la tache interoculaire, dans les antennes II, III et IV et dans les coxæ I et II, mais aussi dans les coxæ III, qui toutefois sont beaucoup moins colorées que les coxæ I et II, dans la face inférieure de la tête, et quelquefois on observe également un peu de pigment dans le tube ventral.

Quant à la forme du mésonotum, je suis d'accord avec le Dr Hale (HALE 1966) : « la forme du mésonotum ne possède qu'une valeur taxonomique restreinte ».

J'ai examiné la structure du labium, en employant le contraste interférentiel et l'immersion; les quatre papilles labrales de mes spécimens portent le plus souvent une seule épine, comme la quatrième papille gauche de la figure 1, E de SZEPTYCKI 1967: 371, et les soies labrales du troisième rang ne sont pas toujours nettement triramées.

Stations :

Péloponnèse:

Patras, environs de l'Université (Panepistimiopolis), champs et macchia, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 21.III. 1971. (Gr-71/1). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Idem, échantillon de terre, 5 exemplaires, leg. B. Hauser, 21.III.1971 (Gr-71/3). 2 exemplaires, en préparation, et 1 exemplaire, en alcool (M.G.); 2 exemplaires, en préparation (M.C.).

Patras, tamisage sur une colline au-dessus de l'Université, 1 exemplaire, leg. I. Löbl et B. Hauser, 30.III.1971 (Gr-71/46). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Zante:

Katastarion, garrigue au pied des rochers derrière le village, échantillon de terre, 2 exemplaires, leg. B. Hauser, 23.III.1971 (Gr-71/10). 1 exemplaire, en préparation, et 1 exemplaire, en alcool (M.G.).

Mont Skopos, échantillon de terre sous des cyprès, environ 330 m, 3 exemplaires, leg. B. Hauser, 24.III.1971 (Gr-71/16). 2 exemplaires, en alcool (M.G.); 1 exemplaire, en préparation (M.C.).

Leucade:

Bosquet d'oliviers, au-dessus de Kaligoni, sous des feuilles mortes, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 26.III.1971 (Gr-71/24). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Au-dessus de Phryni, environ 200 m, sous des pierres, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 27.III.1971 (Gr-71/32). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Céphalonie:

Assos, péninsule près du castel, 2 exemplaires, leg. B. Hauser, 7.IV.1970 (Ke-70/8). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Idem, partie supérieure de la péninsule, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 7.IV.1970 (Ke-70/9). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

15. *Lepidocyrtus lignorum* var.*Taxonomie :*

Les spécimens mentionnés ci-dessous se distinguent de ceux appartenant à *Lep. lignorum* de Grèce uniquement par leur coloration:

Les tergites abd. II et III sont entièrement pigmentés, ainsi que la partie postérieure de l'abd. IV; en outre, il y a également du pigment bleu dans les yeux, dans la tache interoculaire, face inférieure de la tête, antennes II, III, et IV, tube ventral et dans les coxæ I, II et III, bien que les coxæ III soient moins fortement colorées que les autres; quelquefois le pigment transgresse même dans les fémurs. Le pigment est, d'une façon générale, plus dense chez cette variété que chez la forme principale.

Comme il s'agit de populations sympatriques, qui ne semblent se distinguer essentiellement que par la coloration, il n'est pas justifié de faire une espèce à part de la forme pigmentée. Je mentionne donc uniquement cette différence, sans *status* taxonomique.

Stations :

Péloponnèse:

Patras, environs de l'Université, échantillon de terre, 5 juv., leg. B. Hauser, 21.III.1971 (Gr-71/3). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Patras, tamisage sur une colline au-dessus de l'Université, 1 exemplaire, leg. I. Löbl et B. Hauser, 30.III.1971 (Gr-71/46). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Dans la gorge de Kalavrita, lavage de terre, très nombreux juv., leg. I. Löbl et B. Hauser, 3.IV.1971 (Gr-71/74). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Gorge de Kalavrita, tamisage sous des platanes, beaucoup de juv., leg. I. Löbl. 3.IV.1971 (Gr-71/75). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Zante:

Katastarion, garrigue au pied des rochers derrière le village, échantillon de terre, 2 exemplaires, leg. B. Hauser, 23.III.1971 (Gr-71/10). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Ascension du Mont Skopos, entre 340 et 370 m, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 24.III.1971 (Gr-71/12). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Mont Skopos, échantillon de terre sous des cyprès, environ 330 m, 3 exemplaires, leg. B. Hauser, 24.III.1971 (Gr-71/16). 2 exemplaires, en préparation, et 1 exemplaire, en alcool (M.G.).

Leucade:

Bosquet d'oliviers au-dessus de Kaligoni, tamisage sous des arbustes au bord d'une rivière, 1 exemplaire, leg. I. Löbl, 26.III.1971 (Gr-71/30). Cet exemplaire, en préparation (M.G.).

Près de la mer au-dessous de Phryni, tamisage sous *Quercus* au bord d'un ruisseau sec, 1 exemplaire, leg. B. Hauser, 27.III.1971 (Gr-71/34). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Bord de la mer au-dessous de Phryni (près de Moni), tamisage au pied des rochers, 1 exemplaire, leg. I. Löbl, 27.III.1971 (Gr-71/43). Cet exemplaire, en alcool (M.G.).

Céphalonie:

Mont Rudi, échantillon de terre sous *Abies*, 6 exemplaires, leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/50). 2 exemplaires, en alcool (M.G.); 4 exemplaires, en préparations (M.C.).

Mont Aenos, échantillon de terre sous *Abies*, près de la Station forestière, environ 1100 m, plusieurs juv., leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/53). Ces exemplaires, en alcool (M.G.).

Mont Aenos, tamisage sous *Abies*, près de la Station forestière, environ 1100 m, 2 exemplaires, leg. B. Hauser, 31.III.1971 (Gr-71/61). 1 exemplaire, en alcool (M.G.); 1 exemplaire, en préparation (M.C.).

RÉSUMÉ

L'auteur étudie onze espèces et une sous-espèce de *Pseudosinella*, dont trois espèces et la sous-espèce sont nouvelles, et deux espèces et une variété du genre *Lepidocyrtus*. La plupart de ces espèces sont considérées des points de vue taxonomique et évolutif.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor bearbeitet elf Arten und eine Unterart von *Pseudosinella*, wovon drei Arten und die Unterart neu sind, sowie zwei Arten und eine Varietät der

Gattung *Lepidocyrtus*. Über die Mehrzahl dieser Arten werden Betrachtungen in taxonomischer und evolutiver Hinsicht angestellt.

SUMMARY

Three new species and one new subspecies as well as eight other species of *Pseudosinella*, and two species and one variety of the genus *Lepidocyrtus* are studied. The taxonomic and evolutive aspects are considered for most of them.

BIBLIOGRAPHIE PRINCIPALE

- BONET, F. 1931. Estudios sobre Colémbolos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española. *Mems. R. Soc. esp. Hist. nat.* 14: 231-403.
- BÖRNER, C. 1901. Neue Collembolenformen und zur Nomenclatur der Collembola. *Lubb. Zool. Anz.* 24: 696-712.
- BÖRNER, C. 1903. Neue altweltliche Collembolen, nebst Bemerkungen zur Systematik der Isotominen und Entomobryinen. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berl.* 129-182.
- GISIN, H. 1953. Notes sur les Collemboles avec description de cinq espèces nouvelles découvertes dans le canton de Genève. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 26: 56-62.
- GISIN, H. 1963. Collemboles d'Europe. V. *Revue suisse Zool.* 70: 77-101.
- GISIN, H. 1964. Collemboles d'Europe. VI. *Revue suisse Zool.* 71: 383-400.
- GISIN, H. 1964a. Collemboles d'Europe. VII. *Revue suisse Zool.* 71: 649-678.
- GISIN, H. 1965. Nouvelles notes taxonomiques sur les *Lepidocyrtus*. *Revue Ecol. Biol. Sol* 2: 519-524.
- GISIN, H. 1965a. *Pseudosinella dohati* n. sp., cavernicole nouveau de l'Alsace, et sur *Onychiurus handschini hussoni* Denis, nov. comb. *Rass. speleol. ital.* 17: 1-2.
- GISIN, H. 1967. Deux *Lepidocyrtus* nouveaux pour l'Espagne. *Eos* 42: 393-396.
- GISIN, H. 1967a. Espèces nouvelles et lignées évolutives de *Pseudosinella* endogés. *Mems. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra* 301: 1-21.
- GISIN, H. et M. M. da GAMA. 1969. Espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles. *Revue suisse Zool.* 76: 143-181.
- GISIN, H. et M. M. da GAMA. 1969a. Deux espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles. *Revue suisse Zool.* 76: 289-295.
- GISIN, H. et M. M. da GAMA. 1970. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de *Pseudosinella* cavernicoles. *Revue suisse Zool.* 77: 293-303.
- GISIN, H. et M. M. da GAMA. 1971. Notes taxonomiques et évolutives sur trois espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles provenant de Yougoslavie et de Roumanie. *Revue suisse Zool.* 78: 217-225.
- GISIN, H. et M. M. da GAMA. 1972. Notes taxonomiques et évolutives sur *Pseudosinella immaculata* et *Ps. dohati*. *Revue suisse Zool.* 79: 253-259.
- HALE, W. G. 1966. An experimental study of the taxonomic characters of *Lepidocyrtus lignorum* Fabricius, 1775 sensu Gisin, 1964. *Revue Ecol. Biol. Sol* 3: 293-300.

- HANDSCHIN, E. 1928. Höhlencollemبولen aus Bulgarien. *Mitt. K. naturw. Inst. Sof.* 1: 17-27.
- HANDSCHIN, E. 1929. Urinsekten oder Apterygota. In: F. DAHL, Die Tierwelt Deutschlands 16: 1-150. *Jena*.
- HÜTHER, W. 1969. Wiederbeschreibung einiger Collembolen-Arten Börners nach den Typen. *Beitr. Ent.* 19: 49-62.
- HÜTHER, W. 1970. Über einige Collembolen von den Kanarischen Inseln. *Commentat. biol.* 31: 1-11.
- PALISSA, A. 1966. Zur Collembolenfauna Finnlands. *Notul. ent.* 46: 33-63.
- STOMP, N. 1971. Contribution à l'étude des *Pseudosinella* endogés. Espèces européennes de *Pseudosinella* à 5+5 yeux. *Revue Ecol. Biol. Sol* 8: 173-188.
- STOMP, N. 1972. Deux nouvelles espèces de *Pseudosinella* endogés d'Europe. *Revue suisse Zool.* 79: 279-286.
- SZEPTYCKI, A. 1967. Morpho-systematic studies on Collembola. Part 1. Materials to a revision of the genus *Lepidocyrtus* Bourlet, 1839. *Acta. zool. cracov.* 12: 369-377.
- YOSHII, R. 1969. Collembola-Arthropleona of the IBP-Station in the Shiga Heights, Central Japan, I. *Bull. natn. Sci. Mus. Tokyo* 12: 531-556.

Adresse de l'auteur :

Departamento de Zoologia
Universidade
Coimbra
Portugal

Zur Revision von Typen europäischer *Chrysopa*-Arten (Planipennia, Chrysopidae)

von

Herbert HÖLZEL

Mit 33 Textabbildungen

Im Zuge von vorbereitenden Arbeiten für eine Revision der Chrysopiden Europas wurden im Laufe der letzten Jahre zahlreiche Typenuntersuchungen vorgenommen. Es erscheint zweckmässig die Ergebnisse dieser Tätigkeit zwischen- durch zu publizieren, zumal damit die Fülle von Namen, die besonders für die Fauna Süd- und Südwesteuropas vergeben wurden, nicht unbeträchtlich reduziert wird. Gleichzeitig werden einige Arten, die bisher nur ungenügend bekannt sind, neu beschrieben und die Beschreibung durch Zeichnungen von Strukturen der Genitalregion ergänzt. Zusätzliche Mitteilungen über Ökologie, Biogeographie u.a. sollen einer in Kürze erscheinenden Publikation über die Chrysopiden der Iberischen Halbinsel vorbehalten bleiben.

Ausgangspunkt für die Untersuchungen bildete die Sammlung PICTET im Muséum d'Histoire naturelle, Genf, die Sammlung NAVAS im Museo de Zoologia, Barcelona und im Colegio Salvador, Zaragoza, sowie ferner die Neuropteren-sammlungen im British Museum, London und im Naturhistorischen Museum, Wien. Den zuständigen Kustoden in den genannten Instituten darf ich für ihre bereitwillig gewährte Unterstützung danken. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr B. HAUSER, Genf, für die entgegenkommende und hilfsbereite Förderung meiner Tätigkeit im Rahmen eines Revisionsaufenthaltes in der Neuropteren-sammlung in Genf. Wertvolles Material, insbesondere aus Süd- und Südwest-europa, das für erfolgreiche Typenvergleiche unentbehrlich ist, wurde mir aus der Privatsammlung OHM geliehen, wofür ich auch auf diesem Wege Herrn Dr P. OHM, Kiel, herzlich danken möchte.

Genus **Chrysopa** Leach 1815**perla** (Linnaeus)

Hemerobius perla Linnaeus 1758, Syst. Nat. X, 549

Cintameva nothochrysoides Navas 1936, Boln. Soc. esp. 18, 69 n. syn.

C. nothochrysoides wurde nach einem einzelnen Männchen aus Laifour (Ardennes) beschrieben. Es befindet sich in gut erhaltenem Zustand in der Sammlung in Zaragoza (im Gegensatz zur Angabe von NAVAS: „Muséum de Paris“). Es ist etwas kleiner und ein wenig dunkel verfärbt, ist aber sonst völlig klar als *perla* erkennbar.

regalis Navas

Chrysopa regalis Navas 1915, Arx. Inst. Cienc. 3 (2), 79

NAVAS nennt in seiner Beschreibung der *Chr. regalis* als Fundorte Chamartin und Tarragona. In der Sammlung in Barcelona befindet sich ein Pärchen aus Arnés (Tarragona), das Männchen ist als Type bezeichnet. Die Tiere sind etwas heller als mitteleuropäische *dorsalis* Burmeister, vor allem ist das Flügelgeäder überwiegend grün; in allen signifikanten morphologischen Merkmalen stimmen sie völlig mit *dorsalis* überein. Es liegt die Vermutung nahe, dass *regalis* eine atlantomediterrane Vikariante von *dorsalis* darstellt, doch sind die Verbreitungsgrenzen der letzteren bisher nicht hinreichend gesichert; von der Iberischen Halbinsel wurden jedenfalls bisher keinerlei Funde bekannt.

nigricostata Brauer

Chrysopa nigricostata Brauer 1850, Haid. Naturw. Abh. 4, 6

Chrysopa fastigiata Navas 1914, Ann. Soc. sci. Brux. 38, n. syn.

Chrysopa cosmia Navas 1919, Mem. Pont. Acc. Nuovi Lincei 4, 15 n. syn.

Chrysopa ingens Steinmann 1964, Ann. Nat. Hist. Mus. Hung. 56, 260 n. syn.

Der Typus von *Chr. fastigiata*, 1 ♀ aus Issyk-kul, befindet sich im Britischen Museum und ist zweifelsfrei identisch mit *nigricostata*. *Chr. cosmia* wurde nach einem einzelnen Weibchen von Hecho (Huesca) beschrieben und befindet sich, gut erhalten, in der Sammlung in Barcelona. Die Identität mit *nigricostata* steht ausser Zweifel.

Chr. ingens ist ein Weibchen aus Ungarn in der Sammlung des Museums in Budapest, es ist gleichfalls identisch mit *nigricostata*.

viridana Schneider

Chrysopa viridana Schneider 1845, Stett. Ent. Zeitg. 6, 338

Chrysopa geniculata Pictet 1865, Syn. Nevv. Esp. 62 n. syn.

Chrysopa galaica Navas 1927, Bol. Soc. Ib. Ci. Nat. Zaragoza, 51 n. syn.

Chr. geniculata wurde nach einem Tier aus der Umgebung von Granada beschrieben. Es befindet sich in der Sammlung in Genf, allerdings ist nur mehr ein Teil davon erhalten, Kopf, Prothorax und 2 Flügel fehlen. Am Apex des Abdomens ist es allerdings leicht als *viridana*-Männchen zu erkennen.

Chr. galaica stammt von La Guardia (Pontevedra) in NW-Spanien und befindet sich derzeit in der Sammlung in Barcelona. Es ist gleichfalls ein Männchen, stark verfärbt, doch sonst in gutem Zustand. Die Untersuchung der Genitalsegmente zeigte die Zugehörigkeit zu *viridana*.

dubitans McLachlan

Chrysopa dubitans McLachlan 1887, Horae Soc. Ent. Ross. 21, 448

Cintameva venulosa Navas 1914, Revue russ. Ent. 14, 214 n. syn.

In der Sammlung in Zaragoza befindet sich ein als Typus bezettelttes Weibchen von *C. venulosa* aus Elisabethpol, das zwar etwas verfärbt ist, trotzdem aber als *dubitans* zu erkennen ist. Die Festlegung der Synonymie ist von Bedeutung, da NAVAS *C. venulosa* als Typus generis für *Cintameva* gewählt hat. Die meisten Autoren haben allerdings auch schon bisher *Cintameva* als Synonym von *Chrysopa* betrachtet.

nierembergi Navas

Chrysopa nierembergi Navas 1908, Mem. R. Acad. Cienc. Artes Barc. 6, 401

Als Typus von *Chr. nierembergi* ist 1 ♂ aus Malaga in der Sammlung in Barcelona deponiert. Da ausser NAVAS bisher noch niemand über diese Art referiert hat, sind einige Bemerkungen angebracht.

Körperfarbe grün, Kopf orangegelb mit folgender dunkler Zeichnung: ein Fleck zwischen den Fühlern, je einer (etwa halbmondförmig) auf der Stirn vor den Fühlern und je einer auf den Wangen. Vertex mit etwas verwischten braunen Strichen (beim Typus fast nicht sichtbar). Scapus orangegelb, Pedicellus und Flagellum dunkelbraun. Pronotum lateral dunkel gefleckt und relativ dicht dunkel behaart. Meso- und Metascutum mit grossen dunklen Flecken. Adern vorwiegend grün; dunkel sind die Queradern im Costalfeld, alle übrigen (ausgenommen Gradaten) sind an einem Ende dunkel. Pterostigma sehr distinkt, bräunlich. Beine

grün mit dunklen Härchen; Klauen basal dilatiert. Apex des Abdomens vgl. Abbildung 1; Sternit 8 und 9 deutlich getrennt, das Letztere langgestreckt und schmal mit paarigen Gonocristae dorsal-caudal. Gonarcus breit U-förmig mit

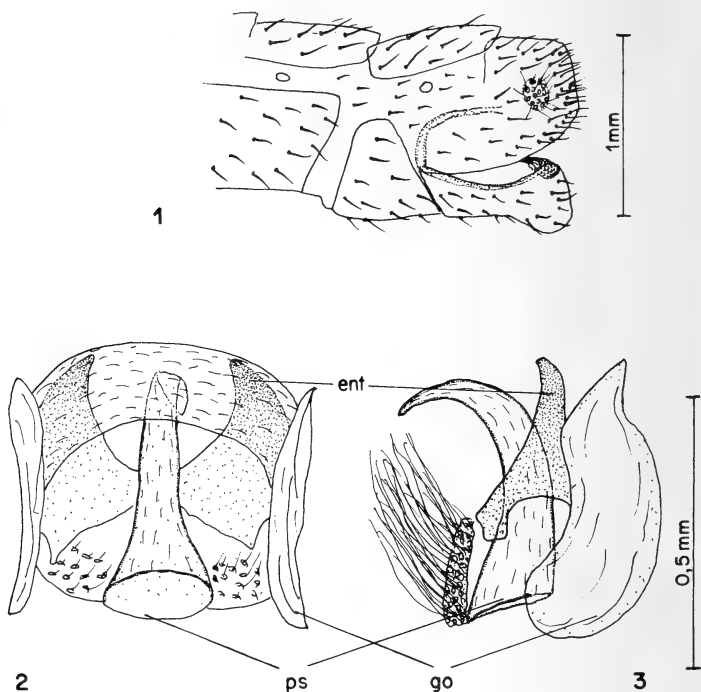


ABB. 1—3.

Chrysopa nierembergi Navas (Holotypus)

1. Apex des Abdomens, lateral 2. Gonarcus, Entoprocessus u. Pseudopenis, dorsal 3. ders., lateral
Der angegebene Massstab gilt für alle weiteren Abbildungen.

Die Abkürzungen bedeuten:

go = Gonarcus; ent = Entoprocessus; ar = Arcessus; ps = Pseudopenis

grossen, etwa dreieckigen Entoprocessus; Pseudopenis tubenförmig (vgl. Abb. 2 u. 3).

Chr. nierembergi steht offenbar *flaviceps* Brullé von den Kanaren sehr nahe, die eine sehr ähnliche Körperzeichnung zeigt, wobei lediglich das Occiput unterschiedlich gefleckt ist.

Genus **Anisochrysa** Nakahara 1955**flavifrons** (Brauer)

Chrysopa flavifrons Brauer 1850, Haid. Naturw. Abh. 4, 6

Chrysopa nigropunctata Pictet 1865, Syn. Nevv. Esp., 60

Chrysopa meyeri Pictet 1865, ibid., 62

Chrysopa riparia Pictet 1865, ibid., 69

Chrysopa monticola Pictet 1865, ibid., 70

Chrysopa lineolata McLachlan 1880, Ent. mon., Mag. 17, 64 n. syn.

Chrysopa luteola Navas 1915, Arx. Inst. Cienc. 3 (2), 41 n. syn.

Chr. flavifrons wurde nach Tieren aus der Umgebung Wiens beschrieben, die Typenserie ist im Naturhist. Museum, Wien, verwahrt. Zum besseren Vergleich mit den in der Folge besprochenen, sehr nahestehenden Arten, gebe ich eine Skizze des männlichen Abdomens, nach Tieren von Spanien gezeichnet. Apex des Abdomens vgl. Abbildung 4, Gonarcus, Tignum und Gonapsis vgl. Abbildungen 5—7.

Die Untersuchung der Typen PICTET's in Genf, deren Synonymie mit *flavifrons* bereits von NAVAS (1915) publiziert wurde, zeigte folgendes Ergebnis:

Chr. nigropunctata: vorhanden sind zwei Exemplare ohne Abdomen, eines davon auch ohne Kopf, bezettelt Espagne, coll. PICTET. Die Zugehörigkeit zu *flavifrons* ist leicht zu erkennen, das zeigt im Übrigen auch PICTET's Abbildung auf Tafel VIII. Ein weiteres Exemplar ist mit der Sammlung McLACHLAN ins Britische Museum gelangt, es ist gleichfalls *flavifrons*. Ich habe von den Tieren in Genf das besser erhaltene Stück (mit Kopf und Flügeln, ohne Abdomen) als Lectotypus bezettelt.

Chr. meyeri: vorhanden sind zwei Exemplare aus Eaux-Bonnes in den Pyrenäen. 1 ♀ komplett erhalten ist *flavifrons* (vgl. auch Taf. VIII, fig. 5—8 bei PICTET) und wurde von mir als Lectotypus bezettelt. Das zweite Exemplar besitzt kein Abdomen, es ist einwandfrei zu *Chr. ciliata* (Wesmael) gehörig.

Chr. riparia: zwei Exemplare, bezettelt Grenade, coll. PICTET sind vorhanden und gehören gleichfalls zu *flavifrons*; beide sind ohne Abdomen, ich habe das relativ besser erhaltene als Lectotypus bezettelt.

Chr. monticola: 3 Tiere, bezettelt „Pyrénées“ coll. PICTET sind vorhanden, alle gehören eindeutig zu *flavifrons*. 1 ♀ ist komplett erhalten und nun als Lectotypus bezettelt, 1 ♂ ist ohne Kopf und vom dritten Exemplar sind nur Kopf und Vorderflügel erhalten.

PICTET l.c., pag. 68, meldete auch den Fund von *Chr. clathrata* Schneider aus Granada und Eaux-Bonnes in den Pyrenäen. McLACHLAN, der PICTET's Tiere untersuchte, kam zum Ergebnis, dass eine neue Art vorliege und beschrieb

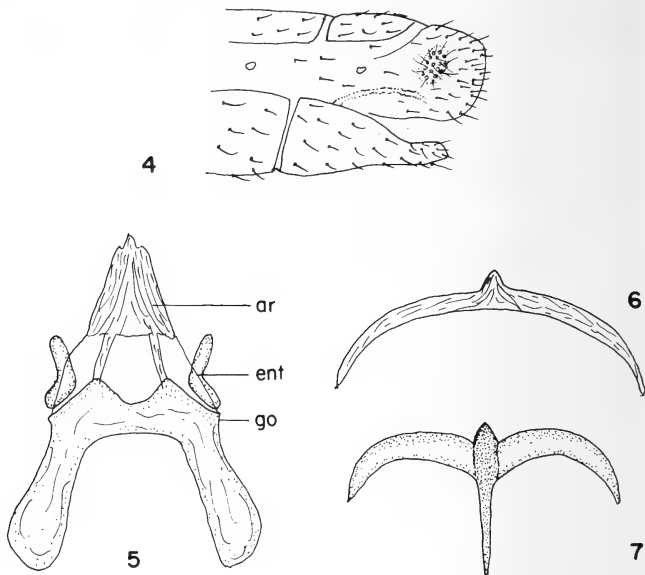


ABB. 4—7.

Anisochrysa flavifrons (Brauer)

4. Apex des Abdomens, lateral; 5. Gonarcus, Entoprocessus u. Arcus, dorsal
6. Tignum; 7. Gonapsis.

sie 1880, bzw. mehr ausführlich 1893 als *Chr. lineolata*. Dabei schrieb er: „I have before me eight examples from Vernet-les-Baines, and one of Ed. PICTET's types of „*clathrata*“ from Granada. . . . The relationship of this species with *C. flavifrons* Brauer, is evident, and it may be scarcely more than a condition of that somewhat Protean insect; those individuals, in which the reddish markings on the pronotum are reduced to an angulated indication, especially recall *flavifrons*.“

Ich habe die erwähnten Exemplare aus Vernet-les-Bains im Britischen Museum untersucht, es handelt sich ausschliesslich um *flavifrons*. Das Tier aus Granada coll. PICTET ist gleichfalls dort vorhanden, es ist ebenfalls einwandfrei *flavifrons*. Merkwürdigerweise ist es als Paratypus bezettelt. Ich nehme an, dass es sich

hiebei um einen Irrtum McLACHLAN's handelt und dass das Exemplar aus Granada wohl den Holotypus von *Chr. lineolata* darstellen soll. Im Museum Genf ist leider kein einziges Exemplar von PICTET's „*clathrata*“ erhalten.

NAVAS hat *lineolata* McLachlan gründlich missverstanden und sie wiederholt in die Synonymie von *granadensis* Pictet gesetzt (1915, 40; 1923, 132).

Von *Chr. luteola* befindet sich ein Pärchen aus Cartagena in gutem Zustand in der Sammlung in Barcelona, das Männchen ist als Typus bezettelt. Die Untersuchung der Genitalsegmente zeigt deutlich die Zugehörigkeit zu *flavifrons*.

inornata (Navas)

Chrysopa inornata Navas 1904, Boln. Soc. aragon. Cienc. nat., 124

Chrysopa ecliptica Navas 1909, Mem. Prim. Congr. Nat. esp. Zaragoza, 148

Chrysopa craspedia Navas 1915, Boln. Soc. aragon. Cienc. nat., 55

Chrysopa ciliosa Navas 1916, Rev. Ac. Cienc. Madrid, 593

Chrysopa caverina Navas 1933, Revta. Acad. Cienc. Zaragoza 16, 13 n. syn.

Typus von *inornata* ist 1 ♂ aus Montseny (= Sierra de Montseny, nördlich von Barcelona) in der Sammlung in Barcelona. Die Art ist von *flavifrons* durch eidonomische Merkmale nur schwer zu unterscheiden. Auffallend ist die relativ dichte Behaarung der Flügeladern und ein etwas breiteres Costalfeld der Vorderflügel mit dicht nebeneinander liegenden Queradern. Die Adern sind weitgehend grün mit schwarzen Flecken nur an den Queradern im Costalfeld und am Ende der Analadern; gänzlich dunkel sind die Queradern im Costalfeld der Hinterflügel. Die Unterschiede im Bau der Strukturen der Genitalsegmente sind durch Vergleich mit den Abbildungen 5—7 recht gut zu erkennen. Hinzuweisen ist vor allem auf die Gestalt des Gonarcus mit dem völlig anders gebauten Arcessus (Abb. 9) sowie auf die Gonapsis (Abb. 11).

Chr. ecliptica: Typus ist 1 ♀ aus Jaca (Huesca) in der Sammlung in Barcelona. Das Tier zeigt deutlich ein breiteres Costalfeld und dicht behaarte Adern mit der vorhin erwähnten Färbung. Ich halte es für identisch mit *inornata*.

Chr. craspedia: Typus ist 1 ♂ aus Figaró (nördl. v. Barcelona) in der Sammlung in Barcelona. Die Untersuchung der Strukturen der Genitalregion zeigt perfekte Übereinstimmung mit *inornata*.

Chr. ciliosa: in Barcelona befinden sich 2 ♀♀ aus Marin (Pontevedra), eines davon ist als Typus bezettelt. Die Tiere zeigen die schon vorhin erwähnten Anzeichen für die Zugehörigkeit zu *inornata*.

Chr. caverina: Typus ist 1 ♂ aus Sobradiel (Zaragoza) in der Sammlung in Zaragoza. Die Untersuchung der Strukturen der Genitalregion ergab völlige Übereinstimmung mit *inornata*.

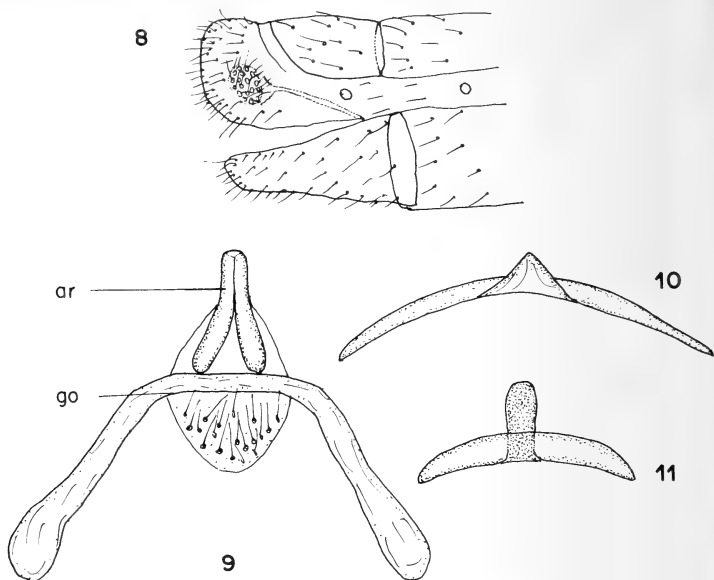


ABB. 8—11.

Anisochrysa inornata (Navas) (Holotypus)

8. Apex des Abdomens, lateral; 9. Gonarcus. Arcessus. dorsal; 10. Tignum;
11. Gonapsis.

granadensis (Pictet)

Chrysopa granadensis Pictet 1865, Syn. Nev. Esp., 69

PICTET beschrieb die Art nach einem einzigen Exemplar aus der Umgebung von Granada — 1 ♂, welches in der Sammlung in Genf, abgesehen von einem fehlenden Vorderflügel, in gutem Zustand vorhanden ist. Übrigens sind in Genf noch 1 ♂ aus Granada und 1 ♀ „Pyrénées“ coll. Pictet vorhanden, die zweifelsfrei zu dieser Art gehören.

Körperfarbe blassgrün, mit roter Zeichnung. Kopf mit roten Flecken an Clypeus und Frons, ferner am Vertex und lateral am Scapus. Thorax durchgehend in zwei Reihen rotbraun gefleckt. Flügel mit sehr hellgrünen Längsadern,

relativ dicht behaart; alle Queradern sind an beiden Enden dunkel gefleckt, die Gradaten meist zur Gänze dunkel. Beine blassgrün, Klauen basal dilatiert. Apex des Abdomens vgl. Abbildung 12, Gonarcus mit Arcessus vgl. Abbildung 13, Tignum und Gonapsis vgl. Abbildungen 14, 15.

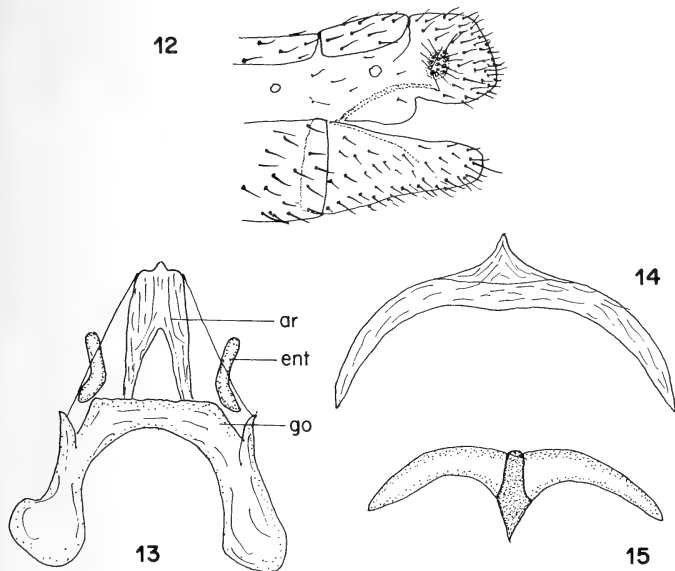


ABB. 12—15

Anisochrysa granadensis (Pictet)

12. Apex des Abdomens, lateral; 13. Gonarcus, Entoprocessus u. Arcessus, dorsal;
14. Tignum; 15. Gonapsis.

Zweifellos gehört *granadensis* in die nächste Verwandtschaft von *flavifrons*, von der sie rein genitalmorphologisch nur wenig differenziert erscheint. Sehr charakteristisch ist jedoch die helle Körperfärbung, die diese Art schon im Fluge erkennbar macht, sowie die zwar variable, doch zumeist sehr ausgeprägt vorhandene rote Zeichnung an Kopf und Notum.

picteti (McLachlan)

Chrysopa thoracica Pictet 1865, Syn. Nev. Esp., 67 (praeokkupiert)

Chrysopa picteti McLachlan 1880, Ent. mon. Mag. 17, 63 nom. nov.

In der Genfer Sammlung sind unter *thoracica* zwei Exemplare vorhanden: 1 ♂ bezettelt „Espagne“ coll. PICTET stimmt mit der Abbildung auf Tafel VI, figures 9—11 überein und wird daher als Lectotypus bezettelt. 1 ♂ bezettelt „Granjas“ (PICTET meldete die Art nur aus Granada) ist identisch mit *Chr. albo-lineata* Killington.

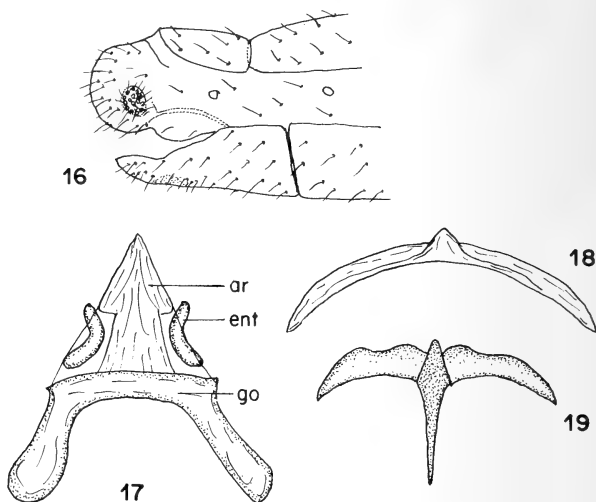


ABB. 16—19.

Anisochrysa picteti (McLachlan)

16. Apex des Abdomens, lateral; 17. Gonarcus, Entoprocessus u. Arcessus, dorsal;
18. Tignum; 19. Gonapsis.

A. picteti ist eine der häufigsten Chrysopidenarten der Iberischen Halbinsel und es ist bestürzend, dass NAVAS sie im Laufe seiner 40 jährigen Tätigkeit nie richtig erkannt hat. In seinen „Crisopids d'Europa“ bzw. in der Fauna Catalunya betrachtet er *picteti* als Variatio von *prasina* Burmeister. (Diese hat er allerdings in Spanien auch nicht richtig erkannt, meist nennt er sie *mariana*; vgl. unter *prasina*).

Es ist nicht zu leugnen, dass besonders die Weibchen dieser Art von *A. prasina* etwas schwierig zu unterscheiden sind. Nach Untersuchung von mehreren hundert Exemplaren, die aus vielen Teilen Spaniens, Nordafrika und Südfrankreich stammen, kann ich folgende Anhaltspunkte für die Bestimmung geben.

Körperfarbe grün; Kopf gelbgrün (bei *prasina* fast immer grün) mit folgender Zeichnung: dunkle Striche an Clypeus und Genae, ein rundlicher Interantennalfleck; rote halbmondförmige Zeichnung auf der Stirn vor den Fühlern, meist auch ein rotbrauner Strich lateral am Scapus; Antennen sonst gelbgrün. (Typische *prasina* zeigt keine Rotzeichnung). Thorax grün mit gelber Medianfascia, beiderseits davon je zwei dunkle Flecken an Pro- und Mesonotum. (*prasina* zeigt nie

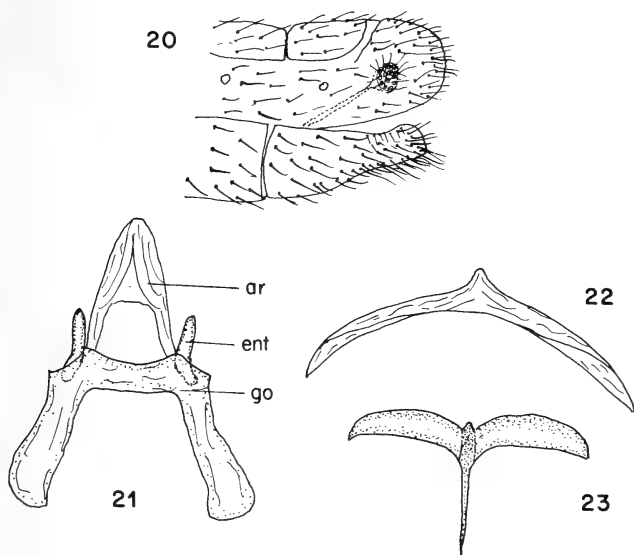


ABB. 20—23.

Anisochrysa subcubitalis (Navas)

20. Apex des Abdomens, lateral; 21. Gonarcus, Entoprocessus u. Arcessus, dorsal;
22. Tignum; 23. Gonapsis.

eine gelbe Fascia). Flügeladern grün, die meisten Queradern an beiden Enden schwarz. Costa aller Flügel an der Basis dunkel gefleckt. Flügelmembran an der Basis zwischen Cubitus und 1. Analis leicht braun geschattet. Beine grüngelb, Klauen basal dilatiert. Apex des Abdomens vgl. Abbildung 16.

Gonarcus + Arcessus, Tignum und Gonapsis (vgl. Abb. 17—19) sind von den gleichen Strukturen bei *A. flavifrons* praktisch nicht zu unterscheiden.

subcubitalis (Navas)

Chrysopa subcubitalis Navas 1902, Butll. Inst. catal. Hist. nat. IV, 101

Typus ist 1 ♂ aus Zaragoza in der Sammlung in Barcelona. Körperfarbe grün, Kopf mit breitem Interantennalfleck und kleinen Flecken auf Genae und Clypeus. Scapus lateral gefleckt, Pedicellus und Flagellum dunkelbraun. Pronotum mit zwei in Längsrichtung verlaufenden Wellenlinien; einzelne dunkle Flecken auch am Mesonotum; Behaarung dunkel. Flügel mit grünen Längsadern; Queradern im Costalfeld der Vorderflügel an Costa dunkel, im Hinterflügel gänzlich schwarz. Alle übrigen Queradern meist an beiden Enden dunkel. Basis der Costa aller Flügel und des Cubitus der Vorderflügel schwarz gefleckt. Beine grün, Klauen einfach, ohne basale Dilatierung. Apex des Abdomens vgl. Abbildung 20; Gonarcus + Arcessus, Tignum und Gonapsis (Abb. 21—23) entsprechen im Bau weitgehend den gleichen Strukturen bei *A. flavifrons*.

iberica (Navas)

Chrysopa iberica Navas 1903, Boln. Soc. arag. Cienc. nat. 4, 99

Typus ist 1 ♀ von Ricla (bei Zaragoza) in der Sammlung in Barcelona. Körperfarbe grün, Kopf gelb mit folgender rotbrauner Zeichnung: ein breites Band umrandet die Stirn von der Fühlerbasis bis zum Clypeus; je ein kürzeres Band liegt unmittelbar vor und zwischen den Fühlerbasen; Genae und Clypeus sind schwarz gefleckt. Scapus gelb, lateral rotbraun gefleckt; Pedicellus bräunlich, Flagellum gelbbraun. Am Pronotum zwei in Längsrichtung verlaufende schwarze Wellenlinien, Meso- und Metanotum mit einzelnen dunklen Flecken; Behaarung dunkel. Abdomen mit zahlreichen dunklen Flecken und dunkler Behaarung. Flügel mit grünen Längsadern; Queradern meist an beiden Enden (die im Costalfeld, sowie die Gradaten der Vorderflügel gänzlich) schwarz; Basis der Costa schwarz gefleckt. Beine grün, Klauen einfach, ohne basale Dilatierung. Apex des Abdomens vgl. Abbildung 24; Gonarcus + Arcessus und Tignum (Abb. 25—26) sind den gleichen Strukturen bei *A. flavifrons* sehr ähnlich, während die Gonapsis (Abb. 27) doch einigermaßen konstante Unterschiede zeigt.

Ich habe über die Arten der *flavifrons*-Gruppe schon einmal berichtet (vgl. HÖLZEL, 1965). Meine damaligen Ausführungen sind nach Untersuchung aller in Frage kommenden Typen noch zu ergänzen, da nunmehr auch feststeht, dass neben *granadensis*, *iberica*, *subcubitalis* auch *picteti* rein genitalmorphologisch in die nächste Verwandtschaft von *flavifrons* zu stellen ist. Alle diese Arten sind jedoch nach eidonomischen Merkmalen leicht zu bestimmen und von *flavifrons* deutlich verschieden. Die eidonomisch der *flavifrons* sehr nahestehende *inornata* zeigt hingegen genitalmorphologisch kaum Affinitäten zu dieser Spezies.

prasina (Burmeister)

Chrysopa prasina Burmeister 1839, Handb. Entom., 981

Chrysopa mariana Navas 1905, Butll. Inst. catal. Hist. nat., 19 n. syn.

Chrysopa caucasica Navas 1914, Revue. russ. Ent. 14, 212 n. syn.

Chrysopa burri Navas 1914. ibid., 212 n. syn.

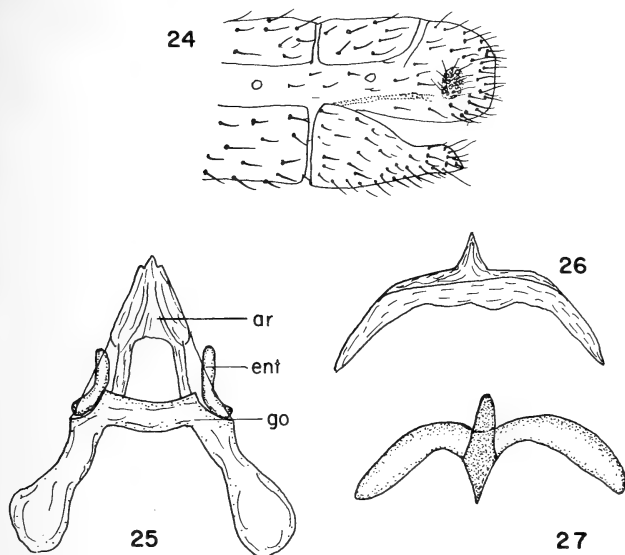


ABB. 24—27.

Anisochrysa iberica (Navas)

24. Apex des Abdomens, lateral; 25. Gonarcus, Entoprocessus u. Arcessus, dorsal;
26. Tignum; 27. Gonapsis.

A. prasina ist zweifellos eine der häufigsten Chrysopiden in Mittel- und Südeuropa. NAVAS hat es dennoch fertiggebracht sie mehrfach zu verkennen und noch einigemal neu zu beschreiben.

Chr. mariana: Holotypus ist 1 ♀ vom Monserrat in der Sammlung in Barcelona. Dieses, sowie eine lange Serie vom gleichen Ort und einigen anderen Fundplätzen in Spanien ist zweifellos mit *prasina* identisch.

Chr. burri: vorhanden ist nur mehr ein verfärbtes Weibchen von Elisabethpol, als Paratypus bezeichnet, in der Sammlung des Britischen Museums. NAVAS hat

bei der Beschreibung „quelque ressemblance avec la *prasina* v. *adspersa*“ hervor-
gehoben, was ich nach Untersuchung dieses Tieres nur bestätigen kann. *Chr.*
burri ist identisch mit *prasina*.

Chr. caucasica: als Typus bezettelt existiert 1 ♀ aus Elisabethpol in der
Sammlung in Barcelona. Das Tier ist zweifellos eine *prasina*, was übrigens auch
NAVAS bei der Beschreibung mit der Bemerkung „*similis prasina* v. *adspersa*“
zum Ausdruck gebracht hat.

Genus *Rexa* Navas 1919

Typus generis: *R. lordina* Navas 1919 (durch Monotypie).

Von *Chrysopa* Leach durch die Flügeladerung deutlich verschieden. Vorder-
flügel: Erste Intermedianzelle normal viereckig, die basale Querader zwischen Rs
und Media (M1+2) trifft die letztere oft erst ausserhalb des Apex dieser Zelle.
Stufenqueradern (Gradaten) nur in der äusseren Reihe regelmässig angeordnet,
die übrigen bilden zumindest zwei weitere, sehr unregelmässig Reihen. Hinter-
flügel: Media und Rs basal kaum fusioniert, Stufenqueradern wie im Vorder-
flügel. Abdomen: ♂ Sternit 8 und 9 fusioniert, eine feine Trennungsnah zumindest
bei der Typenart sichtbar. Sklerotisierte Strukturen der Genitalregion aus
Gonarcus mit Entoprocessus, Arcessus und Gonapsis zusammengesetzt. Kein
Tignum vorhanden. ♀: im Wesentlichen wie im Genus *Chrysopa* (vgl. Abb. 28).

NAVAS (1919) hat bei der Gattungsbeschreibung angegeben: „*unguibus basi*
fortiter dilatatis“. Abgesehen davon, dass die Gestalt der Klauen innerhalb der
verschiedenen Gattungen durchaus variabel ist, ist diese Bemerkung auch objektiv
falsch, da *R. lordina* einfache Klauen (ohne basale Dilatierung) besitzt.

ESBEN-PETERSEN (1925) hat nach den gleichen Merkmalen ein Genus *Euro-*
chrysa aufgestellt (Typus generis: *Chrysopa corsica* Hagen), das zweifellos mit
Rexa Navas identisch ist. (Vgl. hiezu auch HÖLZEL, 1970.)

lordina Navas

Rexa lordina Navas 1919, Novit. zool. 26, 289

Chrysopa almerai Navas 1920, Memorias pont. Accad. N. Lincei 4, 15 n. syn.

Chrysopidia jordani Navas 1929, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 20, 58 n. syn.

Chrysopa corsicana Hölzel 1965, Annln. naturh. Mus. Wien 68, 457 n. syn.

Der Typus von *Rexa lordina* (1 ♀ aus Hammam Rirha, Algerien) befindet
sich in stark beschädigtem Zustand in der Sammlung in Zaragoza. Immerhin
ist die charakteristische Körperzeichnung und Flügeladerung gut zu erkennen.
Ich bringe eine Skizze des weiblichen Abdomens nach einem Tier aus Marokko

(coll. OHM). Apex des Abdomens Abbildung 28, Spermatheca vgl. Abbildung 29, Subgenitale vgl. Abbildung 30.

Chr. almerai wurde nach einem einzelnen Männchen aus Murcia beschrieben. Das Tier befindet sich in leidlich gutem Zustand in der Sammlung in Barcelona. Das Abdomen ist gänzlich erhalten und konnte untersucht werden. Die Strukturen der Genitalregion sind aus Gonarcus mit Entoprocessus, Arcessus und Gonapsis zusammengesetzt und entsprechen völlig meiner bei Beschreibung der *Chr. corsicana* gegebenen Abbildung. (Vgl. HÖLZEL, 1965, 457, Abb. 3.)

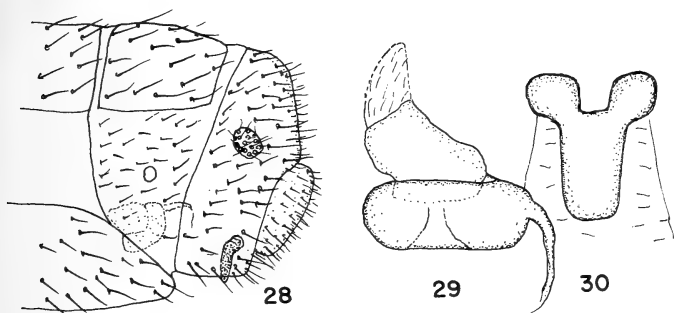


ABB. 28—30.

Rexa lordina Navas

28. Apex des Abdomens, lateral; 29. Spermatheca; 30. Subgenitale.

Ch. jordani ist nach einem einzelnen Weibchen aus Algerien beschrieben, welches sich in der Sammlung des Britischen Museums befindet. Es ist identisch mit *R. lordina*.

Chr. corsicana habe ich nach einem Männchen aus Korsika beschrieben, es ist gleichfalls mit *R. lordina* identisch.

Genus *Chrysotropia* Navas 1911

ciliata (Wesmael)

Chrysopa ciliata Wesmael 1841, Bull. Acad. r. Belg. 8, 212

Chrysotropia lacroixi Navas 1911, Annl. Ass. Nat. Levallois-Perret 17, 12

Chrysopa linensis Navas 1916, Revta. R. Acad. Cienc. Madr. 14, 594 n. syn.

Chrysotropia melaneura Navas 1916, ibid., 596

Die Synonymie von *Chr. lacroixi* mit *ciliata* wurde schon von KILLINGTON (1936) festgehalten. NAVAS (1923) erkannte seinerseits die Identität von *linensis*

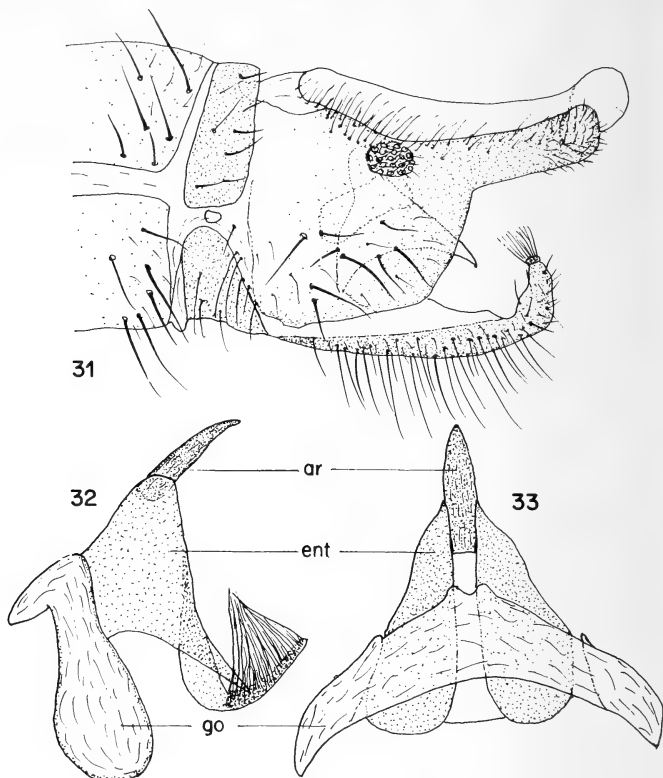


ABB. 31—33.

Nineta guadarramensis (Pictet)

31. Apex des Abdomens, lateral; 32. Gonarcus, Entoprocessus u. Arcessus, lateral;
33. dsgl. dorsal.

und *melaneura* und publizierte sie als *Chrysotropia linensis* var. *melaneura*. In der Sammlung in Barcelona befindet sich eine kleine Serie von 3 ♂♂, 4 ♀♀ aus Bordas (Lerida) und Pontevedra; ich habe 1 ♂ aus Bordas als Lectotypus von *Chrysopa linensis* erwähnt und dementsprechend bezettelt. Die Untersuchung der Strukturen der Genitalregion ergab völlige Übereinstimmung mit *ciliata*.

Genus *Nineta* Navas 1912*guadarramensis* (Pictet)*Chrysopa guadarramensis* Pictet 1865, Syn. Nev. Esp., 65*Nineta alvesi* Navas 1917, Broteria 15, 70 n. syn.

In der Sammlung in Genf ist der Holotypus der *Chr. guadarramensis* — 1 ♀ aus Ildefonso — bestens erhalten. Da die Strukturen der männlichen Genitalregion bisher noch nicht ausführlich beschrieben wurden, bringe ich eine Darstellung nach 1 ♂ aus der Sierra de Montseny (coll. Barcelona). Apex des Abdomens vgl. Abbildung 31. Die Strukturen der Genitalregion sind aus Gonarcus mit sehr grossen Entoprocessus und einem schmalen röhrenförmigen, distal kaum gebogenen, Arcessus zusammengesetzt. (Vgl. Abb. 32.)

N. alvesi: Der Typus aus Marin (Pontevedra) befindet sich in stark beschädigtem Zustand in der Sammlung in Barcelona. Tatsächlich sind nur mehr Kopf, Prothorax und Vorderflügel vorhanden. Alle daran erkennbaren Merkmale zeigen perfekte Übereinstimmung mit *guadarramensis*.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit werden die Ergebnisse einer Revision von Typen europäischer Chrysopidenarten besprochen. In einigen Fällen konnte die Validität von Arten, die bisher, hauptsächlich infolge der mangelhaften ursprünglichen Beschreibung, mehr oder weniger umstritten blieben, erhärtet werden. Die Beschreibungen wurden, soweit erforderlich, durch wesentliche Details ergänzt und Zeichnungen von Strukturen der Genitalregion angefertigt. Sofern sich die Beschreibungen auf mehr als ein einziges Exemplar bezogen, wurden Lectotypen erwählt und entsprechend bezeichnet. Darüber hinaus konnte eine Anzahl von Fällen neuer Synonymie — 2 Genera und 18 Spezies — nachgewiesen werden.

SUMMARY

The author gives an account of the results of checking some type specimens of the family Chrysopidae which were mainly described from Europe and are now deposited in the Pictet collection in Genf and in the Navas collections in Barcelona and Zaragoza. Most of these species were described very poorly so that hitherto no unobjectionable identification was possible. Therefore redescriptions were given as far as necessary and completed with drawings of structures of the genital region. Some lectotypes were selected in cases when the descriptions

were based on more than one single specimen. In addition to two genera, 18 species proved to be synonyms.

RÉSUMÉ

Ce travail est consacré à la revision de certains types de la famille des Chrysopidae (Planipennia) européens, déposés actuellement dans la collection Pictet à Genève et dans la collection Navas à Barcelone et Saragosse. Certaines de ces espèces avaient été décrites d'une manière si succincte qu'aucune identification certaine n'était possible. C'est pourquoi une redescription a été donnée autant de fois qu'il était nécessaire, accompagnée de dessins de l'appareil copulateur. Lorsque les descriptions ont été basées sur plusieurs exemplaires, un lectotype a été désigné. Deux genres ainsi que 18 espèces ont été mis en synonymie.

LITERATUR

- ESBEN-PETERSEN, P. 1925. Notizen zur Neuropterenfauna Dalmatiens. *Konowia* 4: 66-68.
- HÖLZEL, H. 1965. Beitrag zur Kenntnis der Chrysopidae: die Nineta-Gruppe. *Z. ArbGem. Öst. Ent.* 17: 91-98.
- HÖLZEL, H. 1965. Neue oder wenig bekannte Chrysopiden aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums (Chrysopidae, Planipennia) - *Annln. naturh. Mus. Wien* 68: 453-463.
- HÖLZEL, H. 1970. Zur generischen Klassifikation der paläarktischen Chrysopinae. Eine neue Gattung und zwei neue Untergattungen der Chrysopidae (Planipennia). *Z. ArbGem. Öst. Ent.* 22: 44-52.
- KILLINGTON, F. J. 1936-1937. A monograph of the British Neuroptera. *Ray Society, London.*
- McLACHLAN, R. 1880. Notes on some Neuroptera-Planipennia described by the late Mons. A. Ed. Pictet in his „Nevroptères d'Espagne“ (1865). *Ent. mon. Mag.* 17: 62-64.
- McLACHLAN, R. 1893. On species of *Chrysopa* observed in the Eastern Pyrénées; together with descriptions of, and notes on, new or littleknown palearctic forms of the genus. *Trans. ent. Soc. Lond.*: 227-234.
- NAVAS, L. 1915. Crisopids d'Europa - *Arx. Inst. Cienc.* 3 (2): 1-98.
- NAVAS, L. 1923. Entomologia de Catalunya, Neuropters, fasc. 1: 1-270. *Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.*
- PICTET, A. ED. 1865. Synopsis des Nevroptères d'Espagne. *Genève.*

Adresse de l'auteur :

Joanneumring 7
A-8010 Graz
Österreich

Zahnanomalien bei Altweltaffen (Catarrhina)

von

Franz KRAPP und Gerolf LAMPEL

Mit 19 Textabbildungen und 6 Tabellen

INHALT

1. EINLEITUNG UND NOMENKLATUR	84
2. MATERIAL	85
3. ZAHNÜBERZAHLEN	91
a. Distomolaren	91
b. sonstige überzählige Zähne	94
4. ZAHNUNTERZAHLEN	95
a. im Schneidezahnbereich	95
b. im Eckzahnbereich.	96
c. im Prämolarenbereich	96
d. im Molarenbereich.	97
5. AUFFÄLLIGE STELLUNGSANOMALIEN	98
6. ABWEICHUNGEN IM MOLARENRELIEF	100
a. Höckerüberzahlen (außer d.)	100
b. Höckerunterzahlen mit besonderer Berücksichtigung von Kegelzähnen und deren Vorstufen	104
c. Sonstige Anomalien im Kronenrelief der Molaren	109
d. Überzählige Zungenhöcker	109

7. DISKUSSION DER EIGENEN UNTERSUCHUNGEN UND VERGLEICH MIT DEN DATEN IN DER LITERATUR	111
ZUSAMMENFASSUNG	137
SUMMARY	139
RÉSUMÉ	141
LITERATUR	144

1. EINLEITUNG UND NOMENKLATUR

Einleitung:

Den Anstoß zur vorliegenden Arbeit gab die zufällige Entdeckung von Zahnanomalien in der Primatenschädelsammlung von Prof. Kälin durch einen von uns. Daraufhin untersuchten wir das gesamte Material (s. Kapitel 2) systematisch und nahmen alle augenfälligen morphologischen Abweichungen in eine Kartei auf. Die dabei angewandten Gesichtspunkte finden sich als Kapitel 3—6 im Inhaltsverzeichnis.

Eine Definition von Zahnüberzahl erübrigt sich; wir gingen von den Moduszahlen der sogenannten Zahnformeln aus. Hervorzuheben ist das völlige Fehlen von Zähnen außerhalb der Reihe, die als Paramolaren (sensu BOLK) oder Zwillingsbildungen (sensu BATESON) nicht eben selten sind. Weniger einfach ist das ursprüngliche Fehlen eines Zahnes festzustellen. REMANE u. SCHULTZ haben in verschiedenen Arbeiten auf die Schwierigkeit hingewiesen, von Anfang an fehlende Zähne von nachträglich ausgefallenen zu unterscheiden. Zwischen dem völligen Fehlen eines Zahnkeimes, dem Stehenbleiben auf verschiedenen Entwicklungsstadien mit oder ohne Durchbrechen, bis hin zur Retention eines völlig ausgebildeten Zahnes im Kiefer sind alle Möglichkeiten in der Literatur berichtet.

An Stellungsanomalien unterschieden wir an unserem Material 2 Typen: Entweder Drehungen um die Längsachse des Zahnes (Krone—Wurzel) oder Neigungen eben dieser Achse, die als Kippungen bezeichnet wurden.

Für die Abweichungen im Molarenrelief ist die Einteilung aus den Unterteilungen des Kapitels 6 zu entnehmen, zur Nomenklatur der Höcker vergl. weiter unten.

Nomenklatur:

Die vier Zahnkategorien werden mit den üblichen Symbolen I, C, P, M bezeichnet, wenn es sich um Elemente der 2. Bezahnung („2. Zahngeneration“) handelt, bei den Milchzähnen wird der Buchstabe d hinzugefügt (Id, Cd, Pd).

Ober- und Unterkieferzähne werden durch Hoch- oder Tiefstellung der Ordnungszahl unterschieden (z.B. I², P₄). Wo keine Zahl beigelegt ist, sind sämtliche Zähne der betreffenden Kategorie (z.B. P = alle Prämolaren) gemeint; ist die Ordnungszahl auf gleicher Höhe wie das Symbol der Kategorie (z.B. M₄), so sind Ober- und Unterkieferzähne gemeinsam inbegriffen. Für Ober- und Unterkiefer verwenden wir OK und UK, für die darin sitzenden Zähne OKZ und UKZ als Abkürzung.

Mit REMANE schließen wir uns der geläufigen serialen Homologisierung der Primatenzähne an:

Catarrhina:	I ¹ I ² C ¹ P ³ P ⁴ M ¹ M ² M ³	2123
	I ₁ I ₂ C ₁ P ₃ P ₄ M ₁ M ₂ M ₃	2123
Platyrrhina, Cebidae:	I ¹ I ² C ¹ P ² P ³ P ⁴ M ¹ M ² M ³	2133
	I ₁ I ₂ C ₁ P ₂ P ₃ P ₄ M ₁ M ₂ M ₃	2133
Platyrrhina, Callithricidae:	I ¹ I ² C ¹ P ² P ³ P ⁴ M ¹ M ²	2132
	I ₁ I ₂ C ₁ P ₂ P ₃ P ₄ M ₁ M ₂	2132

Ebenso halten wir es mit der Bezeichnung der Zahnflächen (Okklusal = Kaufläche, Lingual = Innenfläche, Mesial = Vorderfläche, Distal = Hinterfläche); gemäss dem Rat REMANES heisst die Aussenseite immer Labialfläche, auch bei P und M (= „Bukkalfäche“ auctorum).

Zur Bezeichnung der Höcker der M verwenden wir noch die eingebürgerte COPE-OSBORNSCHE Nomenklatur der Trituberculartheorie unter Berücksichtigung der bei THENIUS & HOFER (1960) festgehaltenen Tatsachen. Die Wurzeln werden topographisch bezeichnet (z.B. vordere Innenwurzel).

Unter Persistenz verstehen wir die Erhaltung eines Milchzahns zu einem Zeitpunkt, an dem er schon abgestossen und durch seinen Nachfolger ersetzt sein sollte. Retention dagegen ist das Verbleiben eines Zahnes im Kiefer statt des normalen Einrückens in den Zahnbogen.

Die Definitionen der Altersstadien adult, subadult und juvenil anhand des Zahndurchbruchs sowie der Abkautungsstufen 1—3 finden sich in LAMPEL (1963).

2. MATERIAL

Das von uns untersuchte Schädelmaterial stammt grösstenteils aus der von Prof. Kälin angelegten Sammlung des ehemaligen Zoologisch-vergleichend-anatomischen Instituts der Universität Freiburg in der Schweiz. Den Kern derselben bilden zwei große Serien afrikanischer Cercopithecidae. Die eine wurde

von Dr. Himmelheber in Liberia (Oberer River Cess) gesammelt (die Cercopithecinae dieser Serie bildeten bereits den Gegenstand einer Untersuchung, s. LAMPEL, 1963), die zweite stammt von Rio Muni (Sammler: Prof. Dr. Sabater Pi). Im folgenden Text werden diese Serien jeweils als „Serie Himmelheber“ und „Serie Sabater Pi“ bezeichnet. Weiteres Material, dessen Herkunft grösstenteils unbekannt ist, wurde durch Prof. Kälín bei verschiedenen Händlern gekauft (= „Serie Kälín“).

Als Ergänzung haben wir auch noch Material herangezogen, das von Kälín aus folgenden vier Sammlungen entliehen worden war:

Amsterdam: Anthropobiologisch Laboratorium (= „Serie Amsterdam“)

Genf: Muséum d'Histoire naturelle (= „Serie Genf“)

Leiden: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (= „Serie Leiden“)

Strassburg: Musée Zoologique (= „Serie Strassburg“)

In der systematischen Einteilung folgen wir im wesentlichen FIEDLER (1956), von dessen System wir nur in wenigen Punkten abwichen. Im einzelnen standen uns Schädel oder Aufnahmen der Schädelbasis ohne Unterkiefer folgender Arten zur Verfügung:

Callicebus sp.

Serie Genf (als *Callicebus melanochir* WIED bez.): 1 ad. ohne Anomalien

Alouatta seniculus (LINNAEUS, 1766), Roter Brüllaffe

Serie Genf (als *Alouatta ursina* H. et B. bez.): 1 ad. o. A.

Serie Leiden (als *Alouatta ursina*, *A. ursinata* bzw. *Mycetes ursinus* bez.):
1 ad. o. A.

Saimiri sciureus (LINNAEUS, 1758), Totenkopffäffchen

Serie Kälín: Total 6 (1 ad., 5 juv.), alle o. A.

Serie Genf (als *Saimiris sciurea* L. bez.): 1 ad. o. A.

Cebus albifrons (HUMBOLDT, 1811), Weissstirnkapuziner

Serie Genf: Total 3 (1 ad., 1 subad., 1 juv.), alle o. A.

Cebus apella (LINNAEUS, 1758)

Serie Genf (als *Cebus fatuellus* L. bez.): Total 4 (1 subad., 3 juv.), alle o. A.

Cebus sp.

Serie Kälín: 1 ad., mit Anomalie

Callithrix jacchus (LINNAEUS, 1766), Weisspinseläffchen

Serie Genf: 1 ad. o. A.

Leontocebus tamarin (LINK, 1795), Mohrenäffchen

Serie Genf (als *Hapale ursula* bzw. auch *Midas ursulus* E. GEOFFR. bez.):
1 ad. o. A.

TABELLE 1.

Übersicht über die untersuchten *Platyrrhina*

Gattung	Total der unters. Schädel	ad.	subad.	juv.	Sch. mit Anomalien
<i>Callicebus</i>	1	1	0	0	0
<i>Alouatta</i>	2	2	0	0	0
<i>Saimiri</i>	7	2	0	5	0
<i>Cebus</i>	8	2	2	4	1
<i>Callithrix</i>	1	1	0	0	0
<i>Leontocebus</i>	1	1	0	0	0
	20	9	2	9	1

Wegen der geringen Materialmenge und nur einer Anomalie haben wir es für angebracht gehalten, die Neuweltaffen im Titel dieser Arbeit nicht zu erwähnen.

Macaca mulatta (ZIMMERMANN, 1780), Rhesusaaffe

Serie Kälín: 1 juv. o. A.

Serie Leiden: 1 juv. o. A.

Macaca irus (CUVIER, 1818), Javaneraffe

Serie Amsterdam (als *Macaca cynomolgus* bzw. *Cercopithecus cynomolgus* bez.): An Schädeln total 12 (9 ad., 2 subad., 1 juv.), an Schädelbasisaufnahmen 70 (32 ad., 9 subad., 29 juv.). Von den Schädeln 4 mit A., von den Aufnahmen 3.

Serie Genf (als *Cynomolgus fascicularis* RAFFLES bez.): 1 subad. o. A.

Macaca sinica (LINNAEUS, 1771), Ceylon-Hutaaffe

Serie Genf: 1 ad. o. A.

Macaca sylvana (LINNAEUS, 1758), Magot

Serie Leiden: 1 ad. mit A.

Serie Genf: Total 2 (als *Macaca inuus* L. bez.), 1 juv. o. A., 1 subad. mit A.

Macaca sp.

Serie Genf: 1 subad. o. A.

Papio (Papio) leucophaeus (CUVIER, 1809), Drill

Serie Kälín: Total 2 (1 ad., 1 juv.), o.A.

Papio (Papio) sphinx (LINNAEUS, 1758), Mandrill

Serie Amsterdam (Schädelbasisaufnahmen): Total 2 (1 subad., 1 juv.), o. A.

Serie Genf (als *Papio mainon* L. bez.): Total 2 (1 ad., 1 subad.), o. A.

Papio (Chaeropithecus) comatus GEOFFROY, 1812, Bärenpavian

Serie Genf (als *Papio porcarius* BODD. bez.): 1 ad. mit A.

Serie Strassburg (als *Cynocephalus porcarius* bez.): 1 juv. o. A.

Papio (Chaeropithecus) cynocephalus (LINNAEUS, 1766)

Serie Amsterdam (Schädelbasisaufnahmen, als *Cynocephalus babuin* bez.):

Total 5 (1 ad., 4 juv.), o. A.

Serie Strassburg: 2 juv. o. A.

Papio (Comopithecus) hamadryas (LINNAEUS, 1758), Mantelpavian

Serie Amsterdam: 1 subad. o. A. (Schädel) und 3 Schädelbasisaufnahmen
(2 subad., 1 juv.) o. A.

Cercocebus torquatus (KERR, 1792)

Serie Himmelheber: Total 73 (24 ad., 27 subad., 22 juv.), 5 mit A.

Serie Genf (als *C. collaris* GRAY bzw. *C. aethiops* GRAY bez.): Total 3 (2 ad.,
1 juv.), 1 mit A.

Serie Leiden (als *C. collaris* bez.): 1 juv. o. A.

Cercopithecus aethiops (LINNAEUS, 1758), Grüne Meerkatze

Serie Genf (als *C. callitrichus* GEOFF. bez.): 2 juv. o. A.

Cercopithecus cephus (LINNAEUS, 1758), Blaumaulmeerkatze

Serie Sabater Pi: Total 51 (32 ad., 6 subad., 13 juv.), 12 mit A.

Cercopithecus diana (LINNAEUS, 1758), Dianameerkatze

Serie Himmelheber: Total 79 (64 ad., 12 subad., 3 juv.), siehe LAMPEL (1963)

Cercopithecus mona (SCHREBER, 1775), Monameerkatze

Serie Himmelheber: Total 156 (103 ad., 43 subad., 10 juv.), siehe LAMPEL
(1963)

Serie Sabater Pi: Total 11 (7 ad., 1 subad., 3 juv.), 4 mit A.

Cercopithecus nictitans (LINNAEUS, 1766), Weissnasenmeerkatze

Serie Himmelheber: Total 35 (30 ad., 4 subad., 1 juv.), siehe LAMPEL (1963)

Serie Sabater Pi: Total 38 (29 ad., 6 subad., 3 juv.), 10 mit A.

Miopithecus talapoin (SCHREBER, 1774), Zwergmeerkatze

Serie Sabater Pi: Total 16 (3 ad., 1 subad., 12 juv.), 2 mit A.

Presbytis entellus (DUFRESNE, 1797), Hulman

Serie Genf (als *Semnopithecus priamus* BLYTH bez.): Total 2 (1 subad., 1 juv.),
1 mit A.

Presbytis cristatus (RAFFLES, 1821), Budeng

Serie Amsterdam (Schädelbasisaufnahmen) (als *Semnopithecus maurus* bez.):
Total 30 (15 ad., 3 subad., 12 juv.), 3 mit A.

Nasalis larvatus (WURMB, 1781), Nasenaffe

Serie Amsterdam (als *Semnopithecus nasicus* bez.): Total 2 (1 ad., 1 subad.),
o. A.

Colobus badius (KERR, 1792), Roter Stummelaffe

Serie Himmelheber: Total 18, alle ad., 3 mit A.

Colobus polykomos (ZIMMERMANN, 1780), Weissbart- oder Bärenstummelaffe

Serie Himmelheber: Total 17 (11 ad., 6 juv.), 2 mit A.

Serie Leiden (als *Colobus ursinus* bez.): Total 2 (1 ad., 1 juv.), o. A.

Serie Genf (als *Colobus ursinus* PENN bez.): 1 ad. o.A.

Colobus verus (VAN BENEDEN, 1838), Schopfstummelaffe

Serie Himmelheber: Total 20 (17 ad., 3 juv.), 1 mit A.

Hylobates moloch (AUDEBERT, 1797), Silbergibbon

Serie Genf (als *Hylobates leuciscus* SCHREB. bez.): 3 ad., 2 mit A.

Symphalangus syndactylus (RAFFLES, 1821), Siamang

Serie Amsterdam (Schädelbasisaufnahmen): Total 17 (11 ad., 6 juv.), 3 mit A.

Pongo pygmaeus (LINNAEUS, 1760), Orang-Utan

Serie Amsterdam (als *Simia satyrus* L. bez.): 8 Schädel (6 ad., 2 juv.), 2 mit A.,
3 Schädelbasisaufnahmen (2 ad., 1 subad.), o. A.

Serie Genf: Total 2 (1 ad., 1 juv.), o. A.

Serie Strassburg: 1 juv. o. A.

Pan sp., Schimpanse

(aus technischen Gründen wurde die Frage der verschiedenwertigen Formen
der Gattung *Pan* nicht berührt)

Serie Amsterdam (p.p. als *Troglodytes niger* bez.): 3 Schädel (2 ad., 1 juv.),
1 mit A., 3 Schädelbasisaufnahmen (1 ad., 1 subad., 1 juv.), o. A.

Serie Kälén: Total 3 (2 ad., 1 juv.), 1 mit A.

Serie Sabater Pi: 1 ad., mit A.

Pan paniscus SCHWARZ, 1929, Zwergschimpanse, Schwarzgesichtsch., Bonobo
(dieses Tier lag schon mit dieser Bestimmung vor)

Serie Kälín: 1 juv. o. A.

Gorilla gorilla (SAVAGE & WYMAN 1847), Gorilla

Serie Amsterdam (p.p. als *Troglodytes gorilla* bez.): 6 Schädel ad., 3 mit A.,
6 Schädelbasisaufnahmen (5 ad., 1 juv.), 1 mit A.

Serie Sabater Pi: Total 4 (3 ad., 1 juv.), 2 mit A.

Serie Kälín: Total 2 ad., 1 mit A.

Serie Genf: Total 2 (1 ad., 1 juv.), o. A.

Zahlenmässig geringes Halbaffenmaterial ergab keine Anomalien.

TABELLE 2.
Übersicht über die untersuchten Catarrhina

Gattung	Total der unters. Schädel	ad.	subad.	juv.	Sch. mit Anomalien
<i>Macaca</i>	90	43	14	33	9
<i>Papio</i>	19	4	5	10	1
<i>Cercocebus</i>	77	26	27	24	6
<i>Cercopithecus</i>	102 *	68	13	21	28
<i>Miopithecus</i>	16	3	1	12	2
<i>Presbytis</i>	32	15	4	13	4
<i>Nasalis</i>	2	1	1	0	0
<i>Colobus</i>	58	48	0	10	6
<i>Hylobates</i>	3	3	0	0	2
<i>Symphalangus</i>	17	11	0	6	3
<i>Pongo</i>	14	9	1	4	2
<i>Pan</i>	11	6	1	4	3
<i>Gorilla</i>	20	17	0	3	7
	461	254	67	140	73

* Die 270 von LAMPEL (1963) untersuchten Schädel werden in dieser Arbeit nicht nochmals behandelt; nur einer davon (in der Zahl 102 aber nicht enthalten) (Serie Himmelheber C m 99, s. im Text) wird noch einmal dargestellt. Es handelt sich um eine ♀ Monameerkatze. Ferner geben wir eine Nachuntersuchung des von HILZHEIMER (1908) beschriebenen Falles eines *Cercopithecus lhoesti* SCLATER, 1899. Für die Überlassung des Schädels danken wir Herrn Dr. F. Dieterlen vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. Der Schädel wird dort jetzt unter der Nummer 7530 geführt; die frühere Nummer, unter der HILZHEIMER ihn bearbeitete, war 5938.

Überzählige Zungenhöcker sind in Tabelle 2 nicht enthalten. Wir trafen sie bei Makaken so häufig an, dass wir sie nicht als Anomalien betrachten können. Trotzdem führen wir sie in Kapitel 6d genauer auf.

3. ZAHNÜBERZAHLEN

3a. DISTOMOLAREN

Fall 1: *Cercopithecus mona*

Serie Sabater Pi Ce mo 5 ♂ ad.: M_4 beidseitig.

Bei den beidseitig wohlausgebildeten, am Ende des Zahnbogens gelegenen M_4 handelt es sich um typisch gebaute Molaren von 5 mm Länge und 4 mm Breite; die grösste Breite liegt in der Gegend von Proto- und Metaconid. In der Grösse gleichen sie dadurch den M_1 . M_2 und M_3 sind zwar gleich lang, aber breiter (s. Abb. 1). Die Abkauung der Molaren entspricht etwa der Stufe 2

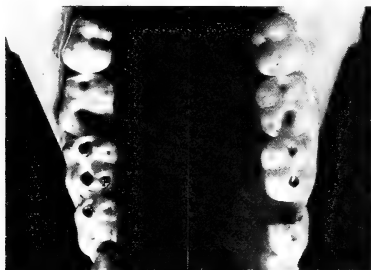


ABB. 1.

Distomolaren, *Cercopithecus mona* Ce mo 5.

a. M_1 — M_4 dext., b. M_1 — M_4 sin. 2-fache natürliche Grösse.

(s. LAMPEL, 1963). Am P^4 und M^1 dext. und M_1 sin. sind tiefe Karieslöcher vorhanden, die P_3 sind bis auf die Wurzelhälfte abgekaut. An beiden M_4 ist nur das Trigonid angeschliffen. Es artikulierten nämlich die Hinterhälften der M^3 mit den Vorderhälften der M_4 . Dies hatte zur Folge, dass der UK beim Kauen weiter als normal nach vorn geschoben wurde. Die C_1 schliffen dadurch die I^2 seitlich ab.

Auffälligerweise zeigt das Exemplar an sämtlichen UK—M mehr oder weniger deutliche Paraconidreste. Besonders gut sind sie noch am M_2 und M_4 zu erkennen. An diesen Zähnen ist ihre Abkauung weniger weit fortgeschritten als an den M_1 und M_3 , so dass noch ein deutlich individualisierter Dentinkern des Paraconids erkennbar ist. Die Paraconide hinterliessen auch an den entsprechenden OK—M Abkauungsfacetten (am deutlichsten sichtbar am M^2).

Fall 2: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 26 ♀ ad.: M⁴ beidseitig. Die beiden wiederum am Ende der Zahnreihe gelegenen M⁴ besitzen beide ein vom Normaltypus abweichendes Kronenrelief (Abb. 2 a+b). Der M⁴ dext. steht in der Kauebene und ist dreihöckrig. Die beiden mesialen Höcker Para- und Protoconus sind wesentlich höher als der einzige distale Höcker. Der M⁴ dext. gleicht somit manchen Fällen von reduzierten M³ (vergl. Kapitel 6b). Auch beim vorliegenden Exemplar ist deren Distalteil reduziert: rechts ist der M³ dreihöckrig, links 3—4—höckrig (Kap. 6b, Fall 10). In der Grösse ist der M⁴ dext. deutlich der kleinste OK—M, 4 mm lang und 3 mm breit.

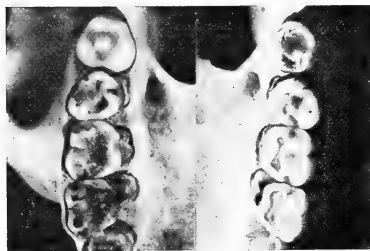


ABB. 2.

Distomolaren, *Cercopithecus cephus* Ce ce 26.
a. M⁴—M⁴ sin., b. M⁴—M⁴ dext. 2-fache nat. Gr.



ABB. 3.

Distomolaren,
Cercopithecus cephus Ce ce 26, M⁴ sin.
Vergl. mit Abb. 2 und Abb. 19.

Der M⁴ sin. steht deutlich unter der Kauebene und weicht völlig vom normalen Bild eines OK—M ab. Er trägt nur einen einzigen zentralen Höcker sowie eine fast gleichhohe, durch ein deutlich ringförmiges Tal von diesem geschiedene Randleiste (Abb. 3 + 19d). Wir werden auf diesen Zahn in den Kapiteln 6b und 7 nochmals zu sprechen kommen. Durch eine Verletzung des linken Processus articularis sind die linken M-Reihen viel stärker abgekaut als die rechten.

Fall 3: *Colobus polykomos*

Serie Himmelheber Co po 10 ♂ ad.: M₄ dext.

Der nur einseitig vorhandene überzählige Molar zeigt das übliche vierhöckerige Colobinen-Muster, doch sind Hypo- und Metaconus etwas kleiner als bei den anderen Molaren. Der ganze Zahn scheint distolingual um 45° gedreht (Abb. 4). Er erreicht die Kauebene und ist deutlich der kleinste OK—M wegen der Verschmälerung seiner hinteren Hälfte. Seine grösste Breite von 5 mm in der

Vorderhälfte entspricht der des M^1 , seine Länge beträgt 6 mm (M^2 und M^3 sind breiter). Auf der linken Seite ist am entsprechenden Ort nur eine Verlängerung des Sinus von 6 mm vorhanden. Allerdings befindet sich auf dieser eine Rinne (vergl. ZUCKERKANDL, 1891). Trotz der für die Colobinae typischen Verlängerung der M_3 durch ein Mesoconid erreicht der M_3 dext. den M^4 dext. nicht, letzterer ist also unabgekaut. Die übrigen Molaren weisen erst eine geringe Abnutzung auf, etwa Stufe 1.



ABB. 4.

Distomolaren, *Colobus polycomos*
Co po 10, M^1 — M^4 dext. 2-fache nat. Gr.

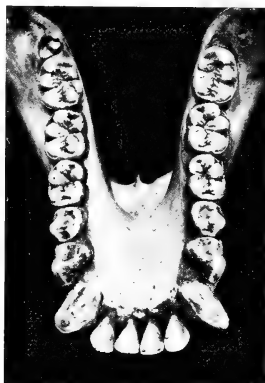


ABB. 5.

Distomolaren, *Gorilla gorilla* Go go 6. UK
mit M_4 im Durchbruch. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Fall 4: *Gorilla gorilla*

Serie Kälin Go go 6 ♂ ad. (gekauft von Boubée, Paris): 4 M_4 .

Das eben adult gewordene ♂ besitzt 4 Distomolaren, von denen erst der M_4 dext. sichtbar ist und seine zwei vordersten Höcker erkennen lässt (Abb. 5). Von den drei anderen zusätzlichen Zähnen ist erst die eine oder andere Spitze durch die sich auflösenden Kieferknochen sichtbar. Im OK sieht man hinter dem M^3 jeder Seite die Öffnung je eines tiefen Kanals, der bis zu den Kronen der M^4 reicht. Der am Hinterende des Alveolenfortsatzes vorhandene Raum hätte vermutlich nach Abschluss des Wachstums nicht zur normalen Einstellung der M^4 ausgereicht. Höchstwahrscheinlich wären ihre Kauflächen mehr oder weniger distad gekippt worden. Im UK sind die Zahnkeime zwar im Ramus ascendens gelegen, doch wären sie vermutlich mehr oder weniger in die Kauebene eingerückt. Das übrige Gebiss ist sehr schön ausgebildet und zeigt so gut wie keine Abkautungsspuren.

3b. SONSTIGE ÜBERZÄHLIGE ZÄHNE

Fall 1: *Presbytis entellus*

Serie Genf 845/70 ♀ subad. (bez. als *Semnopithecus priamus* BLYTH). Herkunft: Masinigudi, Indes mérid.

Der Pd_4 sin. persistiert, die Krone des darunterliegenden Ersatzzahnes (P_4 sin.) musste dadurch labial des Milchzahns durchbrechen (Abb. 6). Dies



ABB. 6.

Pd_4 sin. persistiert, P_4 sin. brach labial davon durch, *Presbytis entellus* Serie Genf 845/70. 2-fache nat. Gr.

wiederum hatte zur Folge, dass der P_3 sin. mit seiner distalen Wurzel leicht linguad gedrängt wurde. Der Milchzahn ist fast bis zum Wurzelhals abgekaut und tief ausgemuldet, trotzdem hätte er sich wohl noch einige Zeit am lebenden Tier gehalten. Das übrige Gebiss ist in ausgezeichnetem Zustand, alle C sind schon eingerückt, die M_3 beinahe, die M^3 haben knapp die Gaumenfläche durchbrochen. Die $M1$ und $M2$ zeigen geringe Abkautungsspuren.

Fall 2: *Gorilla gorilla*

Serie Amsterdam 1907/116 ad., Geschlecht ♀ ? (Schädelbasisaufnahme).

Im rechten Oberkiefer stehen drei Incisivi, der äusserste ist eventuell ein Milchzahn. Da uns das Original nicht mehr vorlag, konnte dies sowie das Geschlecht nur mehr mit einiger Wahrscheinlichkeit festgestellt werden.

Fall 3: *Gorilla gorilla*

Serie Amsterdam 1913/41 ♂ ad. Herkunft: Congo Français.

Im OK sind beidseitig Wurzelreste der Pd^4 erhalten, im UK die des linken Cd.

4. ZAHNUNTERZAHLEN

4a. ZAHNUNTERZAHLEN IM SCHNEIDEZAHNBEREICH

Fall 1: *Macaca sylvana*

Serie Leiden ♂ ad. (bez. als *Macacus sylvanus* Cat. a).

Die I^1 fehlen auf beiden Seiten; sie sind sicher vor dem Tode des Tieres ausgefallen.

Fall 2: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 20 ♀ ad.

Der rechte I^2 ist vor dem Tode ausgefallen, ebenso der linke P_3 . Der I^2 sin. ist an der Wurzel abgebrochen. Bezüglich der M^3 siehe Kapitel 6b, Fall 8.

Fall 3: *Hylobates moloch*

ABB. 7.

Fehlende Zähne, *Hylobates moloch*
Serie Genf 745/33, beide I^2 fehlen.
Nat. Gr.

Serie Genf 745/33 ad. (bez. als *H. leuciscus* SCHREB.). Herkunft: Sarawak/Borneo.

Im Oberkiefer fehlen beide lateralen Schneidezähne. Sie wurden zur Gänze unterdrückt und waren nie vorhanden. Das Diastema an ihrem Platz ist völlig glatt mit intakter Kompakta (Abb. 7). Obwohl das Tier ziemlich alt ist und die übrigen Zähne sehr stark abgekaut sind, sind die lateralen Unterkiefer — I völlig unabgeschliffen. Im OK sind alle Zähne stark, aber normal trituriert, M_1 und M_2 dagegen auf beiden Seiten labial bis zu den Wurzelhälsen abgenutzt, lingual lassen sie noch die Schmelzkuppen der Höcker erkennen. Vermutlich ist dies auf die individuellen Kaugewohnheiten des Tieres zurückzuführen.

Fall 4: *Pan sp.*

Serie Amsterdam 1911/47 ♀ ad. (bez. als *Trogodytes niger*).

Beide linken OK— I sind ausgefallen, ihre Alveolen verschlossen. Grobe Poren durchbrechen die Kompakta, offenbar bestanden Alveolarabszesse wie am M^2 dext. Der fehlende M des gleichen Schädels wird in Kapitel 4d behandelt.

Fall 5: **Pan sp.**

Serie Sabater Pi Pa tr 1 ♀ ad.

Sämtliche OK—I fehlen völlig ohne Alveolenspuren, doch steht fest, dass diese Zähne vorhanden waren. Ihre Partner im UK zeigen nämlich Abschleifungsspuren. Beide linken C sind bis zur Pulpahöhle abgekaut (keine Karies!), sämtliche übrigen Zähne bis zu den Wurzelhälsen abgetragen. Fast kein Höcker ist mehr zu erkennen. Es handelt sich also nur um ein extrem altes Tier.

4b. ZAHNUNTERZAHLEN IM ECKZAHNBEREICH

Fall 1: **Cercopithecus nictitans**

Serie Sabater Pi Ce ni 29 ♂ ad.

Der C_I sin. fehlt bei diesem Tier, vermutlich von Anfang an. Das resultierende Diastema zeigt keine erkennbaren Alveolenreste oder Porositäten. Immerhin sind die Zähne schon stark abgekaut (Stufe 3), es könnte sich u.U. auch um einen Fall von nahezu völliger Regeneration handeln.

Fall 2: **Miopithecus talapoin**

Serie Sabater Pi Mi ta 2 ♀ subad.

Dieses Exemplar zeigt einen ausgebrochenen C^I sin., der eindeutig durch mechanische Einwirkung frakturiert wurde.

4c. ZAHNUNTERZAHLEN IM PRÄMOLARENBEREICH

Fall 1: **Papio comatus**

Serie Genf 61/249 ♂ ad. (als *Papio porcarius* BODD. ♀ [sic!] angegeben). Herkunft: Cap de Bonne Espérance.

Der P⁴ sin. ist eindeutig prä mortal *ausgefallen*. Die Spuren der Wurzelkanäle sind aussen und innen am Kiefer noch sichtbar.

Fall 2: **Cercopithecus cephus**

Serie Sabater Pi Ce ce 50 ♂ juv.

Am Unterkiefer dieses Schädels sind P₄ dext. und Pd₄ sin. miteinander kombiniert, links sind keinerlei Anzeichen für einen Zahnersatz zu erkennen. Im Oberkiefer stehen noch die Milchcanini, die der 2. Bezaehlung haben aber bereits den Knochen durchstossen. Im UK sind die C etwa zur Hälfte erschienen, ihre Spitzen stehen über denen der übrigen vorhandenen Zähne. Alle übrigen 7 P sind erschienen, ebenso alle M1 und M2. Über den noch in den Kiefern verborgenen

M3 öffnen sich Kanäle nach aussen. Soweit erkenntlich, handelt es sich um einen Fall von dauerndem Fehlen des P_4 sin.

Fall 3: *Cercopithecus mona*

Serie Sabater Pi Ce mo 6 ♂ ad.

Hier *fehlen die P_3 auf beiden Seiten*, rechts sind die Wurzelstümpfe aber noch vorhanden. Im OK *fehlen die linken P^3 , P^4 und M^1* , ebenso der rechte M^1 . Nur vom P^3 sin. sind die Wurzelstümpfe noch vorhanden. Alle Zähne sind hier nach Gebrauch ausgefallen.

Fall 4: *Cercopithecus nictitans*

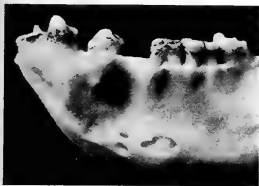


ABB. 8.

Fehlende Zähne, *Cercopithecus nictitans* Ce ni 30, UK sin. Der P_4 ist an den Unterrand des UK verlagert und in einer resorbierten Öffnung hinter dem Foramen mentale zu sehen. Nat. Gr.

Serie Sabater Pi Ce ni 30 ♀ ad.

Im Unterkiefer sind *beide P_4 nicht durchgebrochen*, vielmehr an den Unterrand des Knochens verschoben worden und hier teilweise an der Aussenfläche sichtbar, da die Kompakta von Histolyse perforiert ist. Auf Abbildung 8 ist dies für die linke Seite zu sehen.

Fall 5: *Cercopithecus nictitans*

Serie Sabater Pi Ce ni 36 ♂ ad.

Der P^3 sin. fehlt hier vermutlich von Beginn, keine Anzeichen deuten auf sekundären Ausfall.

4d. ZAHNUNTERZAHLEN IM MOLARENBEREICH

Fall 1: *Cebus* sp.

Serie Kälin, ohne Herkunft und Nummer.

Am vorliegenden, sicher adulten Schädel *fehlen sämtliche* oberen und unteren M3, doch ist im UK sin. hinter dem M_2 eine mittelgrosse Alveole vorhanden. Diese erscheint am Grunde teilweise von Spongiosa ausgefüllt und war überdies mit einer unbekannten harten Substanz — offenbar von Menschenhand — verschlossen. Es ist nicht ersichtlich, ob und wie lange hier ein Zahn sass. Wenn er vorhanden war, ist er sicher intra vitam ausgefallen.

Fall 2: *Pan* sp.

Serie Amsterdam 1911/47 ♀ ad.

Der M_1 sin. ist offenbar frühzeitig *ausgefallen*, weniger wahrscheinlich ist, dass er nicht zur Anlage kam. An seiner Stelle findet sich ein Diastema, die Kompakta ist in diesem Bereich fast zur Gänze verschlossen, nur wenige Poren zeigen sich in der Mittellinie des leicht eingezogenen Diastemas. Sämtliche vor-

handenen Zähne sind sehr stark abgekaut (bis zum Verschwinden der Höcker im Kronen-Relief) bis auf den Partner des fehlenden M_1 , den M^1 sin. Nur Proto- und Hypoconus sind an diesem geringfügig angekauft, letzterer eindeutig vom M_2 sin.

Das Exemplar wurde schon unter 4a wegen seiner fehlenden OK—I besprochen, siehe dort.

5. AUFFÄLLIGE STELLUNGSANOMALIEN

Fall 1: *Cercocebus torquatus*

Serie Himmelheber Ce to 4 ♀ subad.

Der P^4 dext. ist um 50° gedreht, so dass seine Längsachse jetzt mesiolabial—distolinguad verläuft. Er wurde jedoch nicht aus dem Zahnbogen herausgedrängt.

Fall 2: *Cercocebus torquatus*

Serie Himmelheber Ce to 5 ♂ ad.

Der P^4 dext. ist wie bei Fall 1 gedreht, doch nur um etwa 35° . Dagegen ist er linguad aus dem Zahnbogen gedrängt, ebenso sein Gegenstück, der P^4 sin., dieser aber ohne merkliche Drehung.

Fall 3: *Cercocebus torquatus*

Serie Himmelheber Ce to 10 ♂ ad.

Hier, wie beim nächsten Fall, sind beide P^4 etwa im selben Ausmass linguad gedrängt.

Fall 4: *Cercocebus torquatus*

Serie Himmelheber Ce to 24 ♂ ad.

Wie Fall 3.

Fall 5: *Cercocebus torquatus*

Serie Himmelheber Ce to 31 ♀ ad.

Beide P^4 sind schwach linguad gerückt, jedenfalls weniger als bei den Fällen 3 und 4. Das gehäufte Auftreten lässt an eine genetische Fixierung dieser Aberration in der Population denken.

Fall 6: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 22 ♂ ad. (gleicher Schädel s. auch Kap. 6b, Fall 9).

Am P_3 sin. liegt die mesiale Wurzel linguad des C_1 sin. verlagert (im Normalfall labial gelegen). Dadurch wurde der P_4 sin. um etwa 40° gedreht, so dass seine Längsachse jetzt mesiolabial—distolinguad verläuft.

Fall 7: Presbytis entellus

Serie Genf 845/70 ♀ subad. (als *Semnopithecus priamus* BLYTH bez.). Siehe unter 3b.

Fall 8: Presbytis cristatus

Serie Amsterdam 1907/114 ♀ ad. (als *Semnopithecus maurus* bez.).

Der P⁴ dext. ist an diesem Schädel linguad gerückt.

Fall 9: Colobus badius

Serie Himmelheber Co ba 13 ♀ ad.

Im Unterkiefer sieht man ein deutliches Diastema zwischen C₁ sin. und P₃ sin. (die Gegenseite ist normal). Es hatte eine gestörte Artikulation zwischen OK und UK in diesem Bereich des Zahnbogens zur Folge: Der C₁ sin. beisst zwischen den I¹ und den I² sin. und der C^I direkt auf den P₃ sin. (statt zwischen den C₁ sin. und den P₃ sin.).

Fall 10: Colobus verus

ABB. 9.

Serie Himmelheber Co ve 19 ♂ ad.

Der M₃ sin. ist um 90° rotiert und dadurch quergestellt erscheinend. Die distale Fläche weist linguad (Abb. 9). Offenbar hatte das Tier beim Kauen keine Störung; auch die M₃ sind stark abgenützt.

Fall 11: Hylobates moloch

Serie Genf 745/35 (als *H. leuciscus* SCHREB. bez.).

Herkunft: Sarawak/Borneo.

Beide M₃ sind nach innen gekippt.

Stellungsanomalien,

Colobus verus Co ve 19, M₃ sin. quergestellt. 1 1/3 nat. Gr.

Fall 12: Pongo pygmaeus

Serie Amsterdam 1911/197 ♀ ad. (als *Simia satyrus* bez.).

Beide M¹ sind stark nach innen gekippt, ihre Partner im UK dementsprechend an der Aussenseite überstark abgekaut. Am M₁ sin. ist die Aussenwand der Krone noch erhalten, am M₁ dext. ist sie völlig verschwunden, und nur die Wurzelhälfte sind hier noch erhalten.

Fall 13: Pan sp.

Serie Kälin Pa tr 3 ♂ ad.

Die einzige Anomalie betrifft den P₄ sin.: Die ganze Krone ist nach hinten unten geneigt, so dass die drei hinteren Höcker unter der Mesialfläche des M₁ liegen. Sie sind aber offensichtlich völlig normal ausgebildet. Das Gebiss ist sonst tadellos, und nur die M₁ sind geringfügig angekaut. Das Tier war also jung-

adult, die Anomalie kam offenbar durch Platzmangel bei der Eruption zustande. Unser Fall entspricht bis auf die Seite völlig dem Fall bei SCHULTZ (1935, Fig. 8, „crowding“).

Fall 14: **Gorilla gorilla**

Serie Amsterdam 1919/41 ♂ ad.

Der M³ sin. ist um 45° gedreht, so dass seine Längsachse jetzt mesiolingual—distolabial verläuft.

Fall 15: **Gorilla gorilla**

Serie Amsterdam 1891B/8c ♀ ad. (als *Troglodytes gorilla* bez.). Hier ist der M³ dext. leicht (etwa 30°) gedreht. Seine Längsachse verläuft jetzt ebenfalls mesiolingual—distolabial.

Fall 16: **Gorilla gorilla**

Serie Sabater Pi Go go 3 ♀ ad.

Beide P⁴ sind linguad verschoben.

Fall 17: **Gorilla gorilla**

Serie Sabater Pi Go go 4 ♀ ad.

Hier ist der I¹ dext. um 45° gedreht. Beide M¹ tragen Abszesse.

6. ABWEICHUNGEN IM MOLARENRELIEF

6a. HÖCKERÜBERZAHLEN

(ausser überzähligen Zungenhöckern; diese siehe Kap. 6d)

Fall 1: **Macaca irus** (= „*Macaca cynomolgus*“)

Serie Amsterdam 1909/104 ♂ ad.

Schädelbasisaufnahme. Beide M³ sind fünfhöckrig. Der zusätzliche Höcker befindet sich am distalen Rande des Zahnes, dext. in der Mitte, sin. etwas linguad verschoben.

Fall 2: **Macaca irus**

Serie Amsterdam 1909/122 ♀ ad.

Schädelbasisaufnahme. M³ sin. mit zusätzlichem distomedianem Höcker, welcher wesentlich kleiner als jeder der Haupthöcker ist.

Fall 3: **Macaca irus**

Serie Amsterdam 1909/152 ♀ ad.

Schädelbasisaufnahme. M³ sin. gleicher Fall wie der vorhergehende, Dentinkern deutlich sichtbar, doch etwas kleinerer Höcker.

Fall 4: *Macaca irus*

Serie Amsterdam 1909/39 B ♀ ad.

M₃ sin. mit 6 Höckern, d.h. ausser dem Hypoconulid (seu Mesoconid) noch ein weiterer Höcker zwischen dem letzteren und dem Entoconid, den wir als Entoconulid bezeichnen. Dieser Höcker ist wesentlich kleiner als die fünf normalerweise auftretenden. Auf der Gegenseite finden sich einige Schmelzrunzeln an derselben Stelle.

Fall 5: *Macaca irus*

Serie Amsterdam 1909/56 ♂ ad.

M₃ dext. zeigt die gleiche Erscheinung wie der M₃ sin. von Fall 4, der M₃ sin. zeigt entsprechend dem M₃ dext. des vorigen Falles einige Schmelzrunzeln. Solche sind auch in der Randleiste zwischen Meta- und Entoconid vorhanden, und zwar bei beiden M₃.

Fall 6: *Macaca irus*

Serie Amsterdam 1909/92 ♀ ad.

Hier tritt an beiden M₃ ein sechster Höcker (= Entoconulid) auf.

Fall 7: *Macaca irus*

Serie Amsterdam 1909/53 ♀ juv.

Beide M₂ mit deutlichen „Tubercula paramolaria“ am Mesiolabialrand des Hypoconids (Abb. 10), desgleichen an den M₁ in schwächerer Ausbildung. Der gleiche Schädel zeichnet sich auch durch „Carabelli-Höcker“ an den M² aus (s. Kapitel 6d+7), ausserdem befinden sich auch am Aussenrande der M¹+M² kleine „Tubercula paramolaria“ in der Furche zwischen Para- und Metaconus. Eine eindeutige Zuordnung zu einem der beiden Haupthöcker ist nicht möglich. Charakteristischerweise ist unser einziger Fall von „Tubercula paramolaria“ am besonders höckerreichen Gebiss der Makaken gefunden worden. Eine eindeutige Bindung dieser Sonderbildungen an bestimmte Haupthöcker scheint nicht zu existieren (s. Kapitel 7, Diskussion).



ABB. 10.

Höckerüberzahlen, *Macaca irus*

Serie Amsterdam 1909/53.

Rechter UK mit zusätzlichen Labialhöckern am M₁ und M₂. 1½ nat. Gr.

Fall 8: *Macaca sylvana*

Serie Genf 33/83 ♂ subad. (als *Macacus inuus* L. bez.). Herkunft: Algérie.

M³ sin. mit 3 zusätzlichen Höckern am Hinterrand, wovon die beiden mehr linguad stehenden etwa gleich gross sind und anscheinend aus einem einzigen

Höcker hervorgegangen sind. Der dritte, labial stehende akzessorische Höcker ist nur ganz winzig.

M³ dext. am Hinterrand mit 2 zusätzlichen Höckern: Ein grösserer, lingualer (entspricht wohl den zwei lingualen zusätzlichen Höckern des M³ der Gegenseite) sowie wiederum ein winziger labialer.

Beide M₃ mit je 2 akzessorischen Höckern auf dem Talonidhinterrand (ausser dem Hypoconulid), der dem Entoconid am nächsten stehende, das „Tub. acc. post. intern.“ nach SELENKA (1898) sehr klein, der dem Hypoconulid benachbarte, das „Tub. acc. post. extern.“ grösser, aber nicht die Höhe des Hypoconulids erreichend.

Fall 9: *Cercopithecus l'hoesti preussi*

Serie Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart, Mammalog. Sektion 7530 (Alte Nummer 5938) ♂ ad. Herkunft: Buea, Kamerun. Sammler: Glock.

Dieser Fall wurde bereits von HILZHEIMER (1908) bearbeitet. Im Originaltext schreibt er: „Von den normalen Höckern (am M² dext.)... sind nur die beiden Innenhöcker vorhanden,... Der vordere Aussenhöcker ist hypertrophisch. An seiner Stelle finden sich 3 Höcker, 2 kräftige innere und ein schwacher äusserer... Zwischen dem ersten und letzten Innenhöcker liegt nach der Zahnmitte zu ein



ABB. 11a.

Höckerüberzahlen,
Cercopithecus l'hoesti preussi,
OK dext., M²
unvollständig dreigespalten.

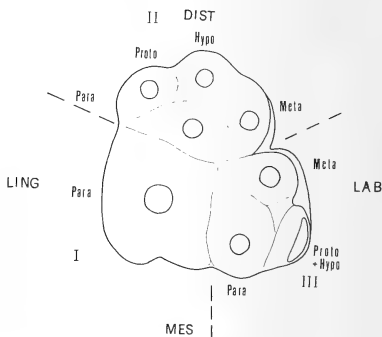


ABB. 11b.

Dasselbe schematisch zur Verdeutlichung der Spaltung, strichliert die Spaltungsebenen. Die einzelnen Zahnhöcker sind mit ihren Symbolen bezeichnet, die Abkürzungen mes, dist, ling, lab dienen zur Orientierung (vergl. Kapitel 1, Nomenklatur).

kräftiger Höcker und ebenso dort, wo der hintere Aussenhöcker sitzt, von diesem zieht eine Art Leiste nach dem inneren Hinterhöcker. Somit hat dieser Zahn 7 Höcker.“ Zunächst ist festzuhalten, dass das gesamte Zahngebilde 8—9 Höcker

trägt. Eine Homologisierung ist äusserst schwierig. Am einleuchtendsten scheint uns eine unvollständige Dreispaltung des Zahnes: Der grösste Höcker entspräche dann einem ganzen, einspitzigen Zahn, der nur aus dem Paraconus bestünde (s. Diskussion der Höckerreduktionen im Kapitel 7). Distal und labial davon lägen zwei weitere, nicht abgetrennte Zähne, die 4 bzw. 3—4 Höcker besässen. Die von uns angenommene Homologisierung der Höcker ist aus der Abbildung 11 zu entnehmen. In diesem Falle würden alle drei Paraconi einander nahe benachbart liegen, und das ganze Gebilde wäre um eine durch den Paraconus 1 gelegte Achse weitgehend spiegelbildlich symmetrisch.

Fall 10: *Cercopithecus nictitans*



ABB. 12.

Höckerüberzahlen,
Cercopithecus nictitans Ce ni 7,
zusätzliche Distalhöcker
an beiden M^3
(hier nur M^1 — M^3 dext.).
2-fache nat. Gr.

Serie Sabater Pi Ce ni 7 ♂ ad.

Beide M^3 fünfhöckrig, d.h. mit zusätzlicher Spitze zwischen Hypo- und Metaconus. Der Metaconus ist jeweils die kleinste Spitze, während die Grösse des hinzutretenden Höckers zwischen der des Meta- und Hypoconus liegt. Alle 5 Höcker der M^3 zeigen deutliche Dentinkerne (Abb. 12 zeigt M^3 dext.).

Fall 11: *Colobus badius*

Serie Himmelheber Co ba 11 ♂ ad.

Beide M_3 besitzen am distalen Rande ausser dem Hypoconulid noch je einen kleineren lingual gelegenen zusätzlichen Höcker.

Fall 12: *Colobus badius*

Serie Himmelheber Co ba 15 ♀ ad.

Auf der rechten Seite ist am M_3 ebenfalls die Andeutung eines lingualen Höckers neben dem Hypoconulid zu erkennen, wegen stärkerer Abkautung nicht so deutlich wie in Fall 5. Auf der linken Seite könnte dieselbe Konfiguration vorhanden gewesen sein, lässt sich aber nicht mehr nachweisen.

Fall 13: *Symphalangus syndactylus*

Serie Amsterdam 1910/142 ad.

Schädelbasisaufnahme. Zusätzlicher 5. Höcker am distalen Rande des M^3 sin. Es sieht so aus, als ob er sich vom Hypoconus abgespalten hätte („Tub. access. post. intern.“ sensu SELENKA, 1898).

Fall 14: *Symphalangus syndactylus*

Serie Amsterdam 1909/283 ad.

Schädelbasisaufnahme. Distolingual der Crista obliqua des M^3 dext. sind (ausser dem Hypoconus) zwei kleinere Höcker erkennbar, die von einem deutlichen Cingulum eingefasst werden.

Fall 15: *Pongo pygmaeus*

Serie Amsterdam 1910/80 ♀ ad. (als *Simia satyrus* bez.).

M^3 sin. s. Kapitel 6b (dreihöckrig).

M^3 dext. dagegen besitzt an Stelle des links fehlenden Metaconus 2 kleine Höckerchen, von denen der vordere der grössere ist und dem Metaconus selbst entspricht. Den kleineren, hinteren der beiden möchten wir als Metaconulus ansprechen, zumal er nur durch eine flache Furche vom Metaconus abgesetzt ist. Nach der SELENKASCHEN Nomenklatur wäre er das „Tub. access. post. extern.“. Ein Cingulum legt sich um den gesamten Mesialteil des Zahnes, besonders ausgeprägt ist es am Protoconus. Am Vorderrand ist es leider grösstenteils ausgebrochen.

6b. HÖCKERUNTERZAHLEN

Fall 1: *Cercocebus torquatus*

ABB. 13.

Höckerunterzähnen, *Cercocebus torquatus* Serie Genf 672/4, beide M^3 dreihöckrig; hier M^1 — M^3 sin. 2-fache nat. Gr.

Serie Genf (angegeben als *Cercocebus aethiops* L.) ♂ ad. 672/4 (fälschlich kombiniert mit UK eines Neuweltaffen).

Beide M^3 distal nur mit je einer Spitze (Hypoconus), Metaconus vollständig unterdrückt (in Abb. 13 M^3 sin. wiedergegeben).

Fall 2: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 2 ♂ ad.

Beide M^3 3—4-höckrig, ein Fall, bei dem zwar nur je ein distaler Höcker vorhanden ist, aber ein besonders breiter. Nach LAMPEL (1963) handelt es sich dabei um einen kombinierten Meta- + Hypoconus. Im folgenden wird dieser Fall als 3—4-höckrig *b* (vergl. Abb. 14c) bezeichnet, während als Normalfall *a* der 3—4-Höckrigkeit „ein sekundär an den Hypoconus angeschmolzener Metaconus“ verstanden wird (LAMPEL, 1963). Der Metaconus ist im Fall *a* noch deutlich als kleiner selbständiger Höcker erkennbar (vergl. Abb. 14b).

Fall 3: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 4 ♂ ad.

M³ dext. 3—4-höckrig *b*,

M³ sin. 3—4-höckrig *a*.

Fall 4: *Cercopithecus cephus*

Sirie Sabater Pi Ce ce 9 ♀ ad.

Beide M³ 3—4-höckrig *a*.

Fall 5: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 10 ♀ ad.

Beide M³ dreihöckrig, d.h. Metaconus fehlt. Abkauung völlig unregelmässig.

Fall 6: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 11 ♀ ad.

Beide M³ dreihöckrig.

Fall 7: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 18 ♀ ad.

Beide M³ 3—4-höckrig *a*.

Fall 8: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 20 ♀ ad. (gleicher Schädel wie Kap. 4a, Fall 2).

Beide M³ 3—4-höckrig *a*, Metaconi verschieden gross.

Fall 9: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 22 ♂ ad. (gleicher Schädel wie Kap. 5, Fall 6).

Beide M³ 3—4-höckrig *a*, Metaconus sin. stärker reduziert.

Fall 10: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 26 ♀ ad.

M³ dext. dreihöckrig, M³ sin. 3—4-höckrig *a*, M⁴ dext. dreihöckrig, M⁴ sin. einhöckrig (Abb. 2a, 3 u. 19d), Beschreibung siehe Kapitel 3a, Fall 2.

Fall 11: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 28 ♂ ad.

Beide M³ 3—4-höckrig *a*, Metaconus dext. > sin.

Fall 12: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 39 ♂ ad.

Beide M³ 3—4-höckrig *b*.

Fall 13: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 45 ♀ ad.

M³ sin. mit ganz winzigem Rest des Metaconus, M³ dext. 3—4-höckrig a.Fall 14: *Cercopithecus cephus*

Serie Sabater Pi Ce ce 48 ♂ ad.

M³ dext. dreihöckrig, M³ sin. 3—4-höckrig a.Fall 15: *Cercopithecus mona*

Serie Sabater Pi Ce mo 8 ♂ ad.

M³ dext. 3—4-höckrig b,M³ sin. 3—4-höckrig a.Fall 16: *Cercopithecus mona*

Serie Sabater Pi Ce mo 11 ♂ ad.

M³ sin. dreihöckrig. Der Paraconus liegt innerhalb eines Cingulums (siehe Abb. 15+19b), Protoconus und ein dritter, distomedianer Höcker sind ausgebildet. Wir halten diesen Fall für besonders wichtig innerhalb der Reihe der Höckerreduktionen, die wir im Kapitel 7 näher diskutieren werden (s. S. 134).



ABB. 15.

Höckerunterzahlen,

Cercopithecus mona Ce mo 11, M³ sin. dreihöckrig der Paraconus liegt zentral und ist von einer Ringfurche umgeben, vergl.

Abb. 19. 2-fache nat. Gr.



ABB. 16.

Höckerunterzahlen,

Cercopithecus mona Serie Himmelheber C m 99, M₃ sin. einhöckrig. 2-fache nat. Gr.

Fall 17: *Cercopithecus mona*

Serie Himmelheber C m 99 ♀ adult.

M₃ sin. einhöckrig. Es ist nur eine Wurzel vorhanden, doch trägt sie labial eine Längsrinne, 2 fast geschlossene Öffnungen für Wurzelkanäle sind zu sehen. Die einzige Spitze liegt bezeichnenderweise mesiolabial, an der zu erwartenden

Stelle des Protoconids (Abb. 16+19a). Eine Crista anterior ist noch vorhanden, jedoch trifft sie am lingualen Rande nicht auf einen Höcker, sondern auf die Randleiste.

Dieser einhöckerige Zahn wurde bereits in LAMPEL (1963) kurz erwähnt, vgl. Kapitel 2, Material.

Fall 18: *Cercopithecus nictitans*

Serie Sabater Pi Ce ni 10 ♀ adult.

M³ sin. 3—4-höckrig a (Abb. 14b).

M³ dext. vierhöckrig, aber mit ganz winzigem Metaconus, welcher noch durch eine deutliche und geknickte Crista posterior (hintere Querleiste) mit dem Hypoconus verbunden ist. Eine deutliche hintere Randleiste ist an diesem Zahn ebenfalls zu sehen.

Fall 19: *Cercopithecus nictitans*

Serie Sabater Pi Ce ni 11 ♀ ad.

M³ sin. 3—4-höckrig b.

Fall 20: *Cercopithecus nictitans*

Serie Sabater Pi Ce ni 28 ♂ ad.

Beide M³ 3—4-höckrig b.

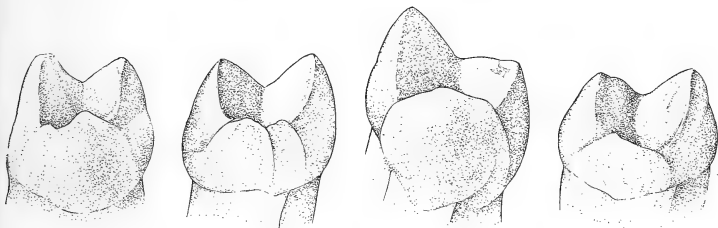


ABB. 14.

Höckerunterzahlen, Abfolge der Reduktion des Metaconus am M³, dargestellt bei *Cercopithecus nictitans* (Exemplare aus der Sammlung Kälin). Ansicht von schräg ventral und distal.

- Ce ni 37, M³ dext. noch mit 4 Höckern, aber der Metaconus bereits verkleinert.
- Ce ni 10, M³ sin. im Stadium „3—4-höckrig a“, der Metaconus ist sekundär dem Hypoconus angeschmolzen, aber noch als kleiner selbständiger Höcker erhalten.
- Ce ni 38, M³ dext. im Stadium „3—4-höckrig b“, der besonders breite Hinterhöcker wird als Verschmelzungsprodukt von Hypo- und Metaconus aufgefasst.
- Ce ni 32, M³ sin nur mehr dreihöckrig. Alle 5-fache nat. Gr.

Fall 21: *Cercopithecus nictitans*

Serie Sabater Pi Ce ni 32 ♀ ad.

Beide M³ dreihöckrig (Abb. 14d).

Fall 22: *Cercopithecus nictitans*

Serie Sabater Pi Ce ni 37 ♂ ad.

Die Metaconushöcker beider M^3 extrem klein, wohl als Übergangsstufe von „vierhöckrig“ zu „3—4-höckrig a“ anzusehen, da der Metaconus deutlich isoliert steht. In Abb. 14a ist der M^3 dext. zu sehen.

Fall 23: *Cercopithecus nictitans*

Serie Sabater Pi Ce ni 38 ♂ ad.

M^3 dext. 3—4-höckrig b (Abb. 14c).

Fall 24: *Miopithecus talapoin*

Serie Sabater Pi Mi ta 14 ♂ ad.

Vermutlich beide M^3 3—4-höckrig b, doch stark abgekaut.

Fall 25: *Presbytis cristatus*

Serie Amsterdam 78/1905 ♂ ad. (als *Semnopithecus maurus* bez.). Schädel-basisaufnahme.

M^3 sin. dreihöckrig, Zahn allerdings schon stark abgekaut.

Fall 26: *Colobus polykomos*

Serie Himmelheber Co po 12 ♀ ad.

M^2 sin. reduziert und dreihöckrig (Abb. 17 + 19e).



ABB. 17.

Höckerunterzahlen,
Colobus polykomos Co po 12,
 M^2 sin. dreihöckrig. $1\frac{2}{3}$ nat. Gr.

Der einzige klar zu identifizierende Höcker ist der Paraconus, der auch der grösste ist; labial von ihm liegt ein randständiger Wulst, der als Cingulum gedeutet werden kann. Ein zweiter mittelgrosser Höcker ist distolingual gelegen. Falls keine Drehung stattgefunden hat, müsste es sich um den Hypoconus handeln. Andernfalls könnte es auch der Protoconus sein. Der dritte, kleinste Höcker liegt distomedian und ist vermutlich ein Metaconus. Nur eine einzige Wurzel mit einer distolabialen seichten Furche ist vorhanden; der Wurzelkanal ist bzw. die Wurzelkanäle sind

geschlossen. Der Alveolenquerschnitt ist am Zahnhals dreieckig. Die Zahnkrone ist etwas labiad geneigt.

Fall 27: *Symphalangus syndactylus*

Serie Amsterdam 1907/21 ad.

Schädelbasisaufnahme. M^3 sin. zweihöckrig.

Die Crista anterior ist deutlich erkennbar und trifft vor dem Protoconus auf die vordere Randleiste. Die beiden ausgebildeten Höcker sind Para- und Protoconus (Abb. 19c).



ABB. 18.

Höckerunterzahlen, *Pongo pygmaeus*
Serie Amsterdam 1910/80,
 M^3 sin. mit 3 Höckern. Nat. Gr.

Fall 28: *Pongo pygmaeus*

Serie Amsterdam 1910/80 ♀ ad. (als *Simia satyrus* bez., gleiches Exemplar wie Kapitel 6a, Fall 15).

M^3 sin. dreihöckrig, Para- Proto- und Hypoconus ausgebildet, der ganze Zahn deutlich dreieckig, Metaconus unterdrückt. Ein deutlich sichtbares Cingulum umgibt die Lingualseite an der Basis des Proto- und Hypoconns, mesial steigt es auf und geht in die vordere Randleiste über (Abb. 18).

6c. SONSTIGE ANOMALIEN IM KRONENRELIEF DER MOLAREN

Fall 1: *Macaca irus*

Serie Amsterdam 1909/152 ♀ ad. (als *M. cynomolgus* bez., gleicher Schädel wie Kap. 6a, Fall 3).

Der Hypoconus des M^3 sin. trägt eine zusätzliche, distolingual verlaufende Leiste.

Fall 2: *Cercopithecus nictitans*

Serie Sabater Pi Ce ni 38 ♂ ad. (gleicher Schädel wie Kap. 6b, Fall 23).

Der Distalrand von M^3 sin. zeigt einige merkwürdige Schmelzanomalien. Höchstwahrscheinlich handelt es sich um eine Unterproduktion von Schmelz.

Fall 3: *Presbytis cristatus*

Serie Amsterdam 1905/30 ♀ ad. (als *Semnopithecus maurus* bez.).

Schädelbasisaufnahme. Der M^3 dext. zeigt eine zusätzliche vom Protoconus lingual verlaufende Leiste.

6d. ANHANG: ÜBERZÄHLIGE ZUNGENHÖCKER

Am auch sonst sehr höckerreichen Gebiss der Gattung *Macaca* finden sich nicht nur fünfte distale Höcker an den $M3$, sondern auch zusätzliche Höcker an

der lingualen Seite der M und Pd. Obwohl wir die letztgenannten Bildungen wegen ihrer Häufigkeit für Varianten und keineswegs für Anomalien halten, geben wir eine Liste der Fälle:

Serie Amsterdam, Schädelbasisaufnahmen:

- Ad.: 1909/24 ($M^2 + M^3$ beidseitig)
 1909/111 ($M^2 + M^3$ beidseitig, am M^3 sin. *zwei* zusätzliche Tubercula!)
 1911/28 ($M^2 + M^3$ dext.)
 1909/75 (M^3 beidseitig)
 1909/102 (M^3 beidseitig)
 1909/104 (M^3 dext.)
 1909/122 (M^3 beidseitig)
 1909/138 ($M^1 - M^3$ sin., vermutlich $M^1 + M^3$ dext.)
 1909/141 (M^2 beidseitig, M^3 dext.)
 1909/152 ($M^1 - M^3$ beidseitig)
 1909/154 (M^3 beidseitig)
 1909/156 (M^3 beidseitig)
 1909/242 (M^3 sin., $M^2 + M^3$ dext.)

Serie Amsterdam, Schädel:

- Ad.: 1909/39b (M^3 dext.)
 1909/50 (M^2 beids., M^3 beids.)
 1903/101 (M^3 beids., M^1 dext.)

Serie Amsterdam, Schädelbasisaufnahmen:

- Subad.: 1908/78 ($M^1 + M^2$ beids.)
 1909/77 (M^1 sin. + M^2 sin.)

Serie Amsterdam, Schädelbasisaufnahmen:

- Juv.: 1903/105 (M^1 beidseitig)
 1909/200 (M^2 dext.)
 1909/53 (M^2 beids.)
 1909/172 (M^2 beids.)
 1909/252 (Pd^4 sin.)
 1909/163 (M^2 beidseitig)

Negativ, d.h. ohne zusätzliche Zungenhöcker, waren 32 ad., 3 subad. und 18 juv. Schädel oder Schädelbasisaufnahmen der Serie Amsterdam. Insgesamt 31,2% dieser Serie zeigen solche Höcker, dazu treten noch die zwei folgenden Fälle aus anderen Serien:

Serie Leiden: *Macaca sylvana* Cat. a ad. (s. Kap. 4a, Fall 1):

Zusätzlicher Zungenhöcker am M^3 beidseitig, lingual des Protoconus gelegen

und deutlich aus einem Cingulum hervorgegangen. Am M^2 ist der gleiche Höcker nur schwach angedeutet.

Serie Kälín: M m 1 juv., *Macaca mulatta*, besitzt am Pd^4 dext.+sin. und M_1 sin. ein Cingulum mit zusätzlichem Zungenhöcker, dies der einzige Fall an einem UK.

26 von 90 *Macaca*-Schädeln oder Schädelbasisaufnahmen aller Serien, d.s. 28,9%, tragen zumindest einen zusätzlichen Zungenhöcker.

7. DISKUSSION DER EIGENEN UNTERSUCHUNGEN UND VERGLEICH MIT DEN DATEN IN DER LITERATUR

Zahnüberzahlen haben gerade im Primatengebiss schon seit langem das Interesse der Untersucher gefunden. Im Hinblick auf die Phylogenie des menschlichen Gebisses wurden vor allem die Hominoidea, die sich noch dazu durch besonders zahlreiche Abweichungen von der „Normalzahl“ der Zähne auszeichnen, bearbeitet (siehe Tab. 3 und 4). Untersuchungen über Cercopithecoidea, Platyrrhina und Prosimiae sind weitaus weniger in der Literatur vorhanden. Wegen des Mangels von Untersuchungen an Nicht-Hominoidea und von dem uns zur Verfügung stehenden Material begünstigt, hatten wir unser Hauptaugenmerk in dieser Arbeit auf die Cercopithecoidea gerichtet.

Es gelang uns dabei, die Fälle von **Distomolaren** in dieser Gruppe um 3 zu erhöhen (ausserdem steuern wir auch einen neuen Fall von M_4 bei Hominoidea bei). Ferner schien es uns nützlich, alle erreichbaren Literaturangaben über Distomolaren zu sammeln und mit den bisher bestehenden Überblicken (BENNEJEANT, 1935, 1936, 1954; COLYER, 1936; KLUGE, 1950; REMANE, 1921; RIETHE, 1955; SCHULTZ, diverse Arbeiten, bes. 1935) zu synthetisieren (s. auch Tab. 3). Eine Zusammenschau der Prozentsätze der Schädel mit M_4 schien nötig. Hierbei ergaben sich die folgenden Durchschnitte:

Bei den Pongidae:

Pongo: a. 139 von 1349 Schädeln (BATESON, 1894; BERWERTH, 1914; BRÜHL, 1856; COLYER, 1936; DUCKWORTH, 1915; ECKARDT, 1930; HRDLÍČKA, 1907; LUCAS, 1881; REMANE, 1921; SCHULTZ, 1941; vorl. Arbeit)¹, d.s. 10,30%.

¹ Hierbei handelt es sich um Arbeiten, die entweder ausdrücklich angeben, dass ausser adulten auch andere Schädel in die Gesamtzahl mit einbezogen wurden, oder um solche, die keinerlei nähere Angaben machen.

TABELLE 3.
Übersicht über das Vorkommen von M4—M6 nach Literaturangaben

Art	Autor	untersuchte Schädel		Schädel mit M4		Schädel mit		Bemerkungen	
		n gesamt	n Adulte	Anzahl	% gesamt	% Adulte	M5		M6
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Alouatta caraya</i>	BATESON (1894)	81	—	1	—	—	—	—	fide DE TERRA (1905); „ <i>Mycetes niger</i> “
<i>Alouatta</i> sp.	COLYER (1936)	—	—	2	—	—	—	—	
<i>Alouatta palliata</i>	SCHULTZ (1960)	493	378	1	0,20	0,26	—	—	fide RIETHE (1955) (? vielleicht <i>Cebus</i>)
<i>Saimiri</i> sp.	DE BLAINVILLE (1836)	—	—	1	—	—	—	—	fide BENNEJEANT (1936 + 1954) „ <i>Saimi-</i>
<i>Saimiri sciureus</i>	BLUNTSCHLI (1913)	—	—	1	—	—	—	—	<i>ris sciurea</i> “ + RIETHE (1955)
<i>Saimiri</i> sp.	COLYER (1936)	100	—	1	1,00	—	—	—	* fide DE TERRA (1905)
<i>Cebus</i> sp.	BATESON (1894)	66*	—	1	—	—	—	—	gleiches Exemplar wie bei <i>Cebus</i> sp.,
<i>Cebus variegatus</i>	BATESON (1894)	—	—	1	—	—	—	—	Originalbefund ?
<i>Cebus „robustus“</i>	DE BLAINVILLE (1837)	—	—	1	—	—	—	—	ev. von G. St.-HILAIRE (o.J.) übernom-
<i>Cebus</i> sp. mult.	COLYER (1936)	—	—	3	—	—	—	—	men (n. HENSEL 1879); =? <i>apella</i>
<i>Cebus apella</i>	G. St.-HILAIRE (1838)	—	—	1	—	—	—	—	fide BENNEJEANT (1936, 1954)
<i>Ateles</i> sp. mult.	BATESON (1894)	60*	—	3	—	—	—	—	* fide DE TERRA (1905). Mindestens 2
<i>Ateles geoffroyi</i>	BATESON (1894)	—	—	1	—	—	—	—	der 3 Schädel mit M4 wohl nur zi-
<i>Ateles paniscus</i>	DE BLAINVILLE (1837)	—	—	1	—	—	—	—	tiert, d.h. keine Originalbefunde.
<i>Ateles paniscus</i>	BOLK (1911a)	—	—	1	—	—	—	—	fide DE TERRA (1905); „ <i>Ateles velle-</i>
<i>Ateles</i> sp.	COLYER (1936)	—	—	7	—	—	—	—	<i>rosus</i> “. Originalbefund ?
<i>Ateles</i> sp.	GREGORY (1922)	—	—	1	—	—	—	—	nach GERVAIS (1874) ev. von G.
<i>Ateles</i> sp.	MAGITOT (1877)	—	—	1	—	—	—	—	St.-HILAIRE (o.J.) übernommen; „ <i>A.</i>
<i>Ateles</i> sp.	SCHULTZ (1935)	—	158	2	—	—	—	—	<i>pentadactylus</i> “
<i>Ateles geoffroyi</i>	SCHULTZ (1960)	251	203	2	0,80	0,99	—	—	„ <i>A. ater</i> “
<i>Lagothrix</i> sp.	COLYER (1936)	—	—	1	—	—	—	—	fide BENNEJEANT (1936, 1954) +
									RIETHE (1955)

Übersicht über das Vorkommen von M4—M6 nach Literaturangaben (Fortsetzung)

TABELLE 3.

Art	Autor	untersuchte Schädel		Schädel mit M4			Schädel mit			Bemerkungen
		n gesamt	n Adulte	Anzahl	% gesamt	% Adulte	M5	M6		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Macaca mulatta</i>	BATESON (1894)	—	—	1	—	—	—	—		
<i>Macaca speciosa</i>	BERWERTH (1914)	108	—	2	1,85	—	—	—		
<i>Macaca</i> sp.	BOLK (1911a)	—	—	2	—	—	—	—		
<i>Macaca</i> sp.	COLYER (1936)	911	—	2	0,22	—	—	—		
<i>Macaca sinica</i>	DE GRANDA (1927)	—	—	?	—	—	—	—		
<i>Macaca mulatta</i>	KUNSTLER & CHAINE (1906)	—	—	1	—	—	—	—	fide BENNEJEANT (1936)	
<i>Macaca</i> sp.	LOSSEN & WEGNER (1937)	>1000	—	3	<0,33	—	—	—		
<i>Macaca</i> sp.	SCHULTZ (1935)	—	227	2	—	0,88	—	—		
<i>Macaca</i> sp.	VRAM (1905)	—	—	1	—	—	—	—		
<i>Macaca maura</i>	WEGNER (1909)	—	—	1	—	—	—	—		
<i>Papio porcarius</i>	BATESON (1894)	—	—	1	—	—	—	—		
<i>Papio porcarius</i>	BENNEJEANT (1936)	—	—	1	—	—	—	—		
<i>Papio</i> sp.	COLYER (1936)	410	—	2	0,49	—	—	—		
<i>Papio porcarius</i>	SHAW (1927)	112	—	4	3,57	—	—	—		
<i>Cercopithecus</i> sp.	COLYER (1936)	1823	—	10	0,55	—	—	—		
<i>Cercopithecus</i> sp.	LAMPEL (1963)	270	197	1	0,37	0,51	—	—		
<i>Cercopithecus mona</i>	LAMPEL (1963)	156	103	1	0,64	0,97	—	—		
<i>Erythrocebus patas</i>	COLYER (1929)	49	—	1	2,04*	—	—	—	*4,08% wenn + 1 M ³ sin. „geminat with a supernumerary molar“	
<i>Erythrocebus patas</i>	COLYER (1936)	95	—	2	2,11*	—	—	—	*3,16% wenn + 1 M ³ sin. „geminat“ ... s.o.	
<i>Presbytis entellus</i>	COLYER (1936)	289	—	1	0,35	—	—	—		
<i>Colobus</i> sp.	BENNEJEANT (1936)	—	—	1	—	—	—	—		
<i>Colobus</i> sp.	COLYER (1936)	1186	—	2	0,17	—	—	—		
<i>Colobus</i> sp.	SCHULTZ (1935)	—	59	1	—	1,69	—	—		
<i>Hylobates</i> sp.	COLYER (1936)	306	—	1	0,33	—	—	—	„H. albibarbis“	
<i>Hylobates</i> sp.	KIRCHNER (1895)	83	68*	1	1,20	1,47	—	—	*fide SCHULTZ (1933)	
<i>Hylobates lar</i>	KLUGE (1950)	—	—	1	—	—	—	—	aus der Kartei WEGNERS (Coll. Klaatsch)	
<i>Hylobates</i> sp.	LOSSEN & WEGNER (1937)	—	—	5	—	—	—	—	inklusive Paramolaren ?	
		„einige 100“	—	—	—	—	—	—		

TABELLE 3.
Übersicht über das Vorkommen von M4—M6 nach Literaturangaben (Fortsetzung)

Art	Autor	untersuchte Schädel			Schädel mit M4			Schädel mit			Bemerkungen
		n gesamt	n Adulte	Anzahl	% gesamt	% Adulte		M5	M6		
1	2	3	4	5	6	7		8	9		10
<i>Hylobates</i> sp.	REMANE (1921)	115	—	1	0,87	—	—	—	—	—	Material SCHULTZ (1933) (68 Schädel, wohl alle adult) + KIRCHNER (1895) kombiniert. SCHULTZ selbst fand 1933 also <i>keine</i> M4!
<i>Hylobates</i> sp.	SCHULTZ (1933)	—	136	1	—	0,74	—	—	—	—	
<i>Hylobates</i> sp.	SCHULTZ (1935)	—	130	1	—	0,77	—	—	—	—	Material: SCHULTZ + KIRCHNER (1895) + BATESON (1894) kombiniert(?). BATESON fand keine M4 bei 51 Schädeln.
<i>Hylobates</i> sp.	SCHULTZ (1944)	500	—	4	0,80	—	—	1	—	—	vgl. bei REMANE (1921)
<i>Symphalangus syndactylus</i>	COLYER (1936)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
<i>Symphalangus syndactylus</i>	GIEBEL (1855)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	inklusive Paramolaren ?
<i>Symphalangus syndactylus</i>	HOPWOOD (1933)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
<i>Symphalangus syndactylus</i>	LOSSEN & WEGNER (1937)	„einige 100“	—	2	—	—	—	—	—	—	„2 von 15“ = wahrscheinlich kombiniert mit GIEBEL.
<i>Symphalangus syndactylus</i>	SCHULTZ (1933)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	BATESON (1894)	52	—	4	—	—	—	—	—	—	fide DE TERRA (1905) + KLUGE (1950); in 1 Schädel nur Alveolen von M4. teilweise Material SELENKA
<i>Pongo pygmaeus</i>	BERWERTH (1914)	194	—	38	19,59	—	—	—	—	—	komplette Schädel
<i>Pongo pygmaeus</i>	BISCHOFF (1867a)	—	—	2	—	—	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	BRÜHL (1856)	11	—	3	27,27	—	—	—	—	—	nur Unterkiefer
<i>Pongo pygmaeus</i>	COLYER (1936)	229	—	16	6,99	—	—	2	—	—	fide SHAW (1927)
<i>Pongo pygmaeus</i>	COLYER (1936)	28	—	2	7,14	—	—	—	—	—	fide DE TERRA (1905)
<i>Pongo pygmaeus</i>	DUCKWORTH (1915)	200	—	30	15	—	—	—	—	—	teilweise Material SELENKA
<i>Pongo pygmaeus</i>	DUCKWORTH & FRASER (1900)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	fide RIETHE (1955); von diesem zit. nach
<i>Pongo pygmaeus</i>	ECKARDT (1930)	216	—	23	10,65	—	—	—	—	—	BUSCH (1886—87)
<i>Pongo pygmaeus</i>	FITZINGER (o.J.)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	fide VALLOIS (1925)
<i>Pongo pygmaeus</i>	GIEBEL (1900)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	

TABELLE 3.
Übersicht über das Vorkommen von M4—M6 nach Literaturangaben (Fortsetzung)

Art	Autor	untersuchte Schädel		Schädel mit M4			Schädel mit		Bemerkungen
		n gesamt	n Adulte	Anzahl	% gesamt	% Adulte	M5	M6	
1	2	3	4	6	6	7	8	9	10
<i>Pongo pygmaeus</i>	GREMAZKII (1928)	—	—	1	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	HELLMANN (1920)	—	—	1	—	—	1	—	fide BENNEJEANT (1936)
<i>Pongo pygmaeus</i>	HRDLIČKA (1907)	26	22	7	26,92	31,82	1	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	HÜBNER (1930)	—	—	1	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	HUMPHRY (1874)	—	—	1	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	KLUGE (1950)	—	—	2	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	LARTET (o.J.)	—	—	1	—	—	—	—	erwähnt ausserdem weitere Fälle aus der Karte WEGNERS.
<i>Pongo pygmaeus</i>	LOSSEN & WEGNER (1937)	„einige 100“	—	33	—	—	—	—	fide DE TERRA (1905). inklusive Paramolaren ?
<i>Pongo pygmaeus</i>	LUCAS (1881)	30	25	3*	10,0	12,0	—	—	* „Perhaps one in eight or nine has this extra tooth“.
<i>Pongo pygmaeus</i>	MEYER (1881)	—	—	1	—	—	—	—	fide DE TERRA (1905), VALLOIS (1925) und ZUCKERKANDL (1891)
<i>Pongo pygmaeus</i>	OWEN (1840—45)	—	—	1	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	PETERS (1872)	—	—	1	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	REMANE (1921)	160	—	6	3,75	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	SCHULTZ (1935)	—	67	4	—	5,97	1	—	M5: dasselbe Exemplar wie HRDLIČKA (1907)
<i>Pongo pygmaeus</i>	SCHULTZ (1941)	217	142	9	4,15	6,34	—	—	Kombinierte ErgebnisseSCHULTZ(1941)
<i>Pongo pygmaeus</i>	SCHULTZ (1941)	—	336	47	—	13,99	—	—	+ SELENKA (1898) (s.a. SCHULTZ 1956).
<i>Pongo pygmaeus</i>	SCHULTZ (1956)	—	—	—	—	—	1	—	vgl. SCHULTZ (1935) u. HRDLIČKA (1907), viell. gleiches Exemplar.
<i>Pongo pygmaeus</i>	SELENKA (1896)	—	194	37	—	19,07	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	SELENKA (1898)	—	194	38	—	19,59	1	—	M5 stiftförmig (s. Tab. 6)
<i>Pongo pygmaeus</i>	VALLOIS (1925)	—	—	1	—	—	—	—	
<i>Pongo pygmaeus</i>	VIRCHOW (1886)	—	—	1	—	—	—	—	fide DE TERRA (1905), von diesem zit. nach BUSCH (1886/87)

TABELLE 3.
 Übersicht über das Vorkommen von M4—M6 nach Literaturangaben (Fortsetzung)

Art	Autor	untersuchte Schädel		Schädel mit M4		Schädel mit		Bemerkungen
		n gesamt	n Adulte	Anzahl	% gesamt	% Adulte	M5 M6	
1	2	3	4	6	6	7	9	10
<i>Pongo pygmaeus</i>	VRAM (1898)	—	—	2	—	—	—	fide VALLOIS, (1925)
<i>Pongo pygmaeus</i>	WIEDERSHEIM (o.J.)	—	—	—	20	—	—	fide RIETHE (1955) + KLUGE (1950)
<i>Pan sp.</i>	ADLOFF (1908)	—	—	1	—	—	—	fide SHAW (1927) + VALLOIS (1925) (im Orig. nur von „larger anthropoids“ die Rede)
<i>Pan sp.</i>	BATESON (1892)	35	—	4	11,43	—	—	fide DE TERRA (1905) + KLUGE (1950)
<i>Pan sp.</i>	BATESON (1894)	35	—	4	11,43	—	—	„ <i>Anthropopithecus</i> “
<i>Pan sp.</i>	BENNEJEANT (1936)	—	—	1	—	—	—	inklusive Paramolaren ?
<i>Pan sp.</i>	BISCHOFF (1867c)	—	—	1	—	—	—	+ 8 Fälle aus Literatur
<i>Pan sp.</i>	COLYER (1936)	560	—	14	2,50	—	1	fide KLUGE (1950) + RIETHE (1955); der M5 auch bei REMANE 1921 erwähnt
<i>Pan sp.</i>	LÖNNBERG (1917)	—	15	3	—	20,00	—	fide DE TERRA (1905) + KLUGE (1950)
<i>Pan sp.</i>	LOSSEN & WEGNER (1937)	„einige 100“	—	2	—	—	—	fide REMANE (1921) selber Fall wie bei KUNSTLER & CHAINE (1906)
<i>Pan sp.</i>	REMANE (1921)	287	—	3	1,05	—	—	fide REMANE (1921)
<i>Pan sp.</i>	SCHULTZ (1935)	—	126	4	—	3,17	—	fide BENNEJEANT (1936)
<i>Gorilla gorilla</i>	ADLOFF (1908)	—	—	1	—	—	1	fide VALLOIS
<i>Gorilla gorilla</i>	AEBY (1880)	—	—	1	—	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	BATESON (1894)	55	—	2	—	—	1	
<i>Gorilla gorilla</i>	BENNEJEANT (1936)	—	—	1	—	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	BISCHOFF (1867c)	—	—	1	—	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	BLUNTSCHLI (1907)	—	—	1	—	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	CHAINE (1926)	—	—	1	—	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	COLYER (1936)	675	—	23	3,41	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	DUCKWORTH (1895)	—	—	2	—	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	DUCKWORTH (1915)	—	—	—	50(!)	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	GERVAIS (1874)	—	—	1	—	—	—	
<i>Gorilla gorilla</i>	GIEBEL (o.J.)	—	—	1	—	—	—	

TABELLE 3.

Übersicht über das Vorkommen von M4—M6 nach Literaturangaben (Fortsetzung)

Art	Autor	untersuchte Schädel			Schädel mit M4			Schädel mit			Bemerkungen
		n gesamt	n Adulte	n 4	Anzahl	% gesamt	% Adulte	M5	M6		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>Gorilla gorilla</i>	GREMAZKU (1928)	—	—	1	—	—	—	—	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	HARTMANN (1880)	—	35	1	—	—	—	—	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	HENSEL (1879)	—	—	1	—	—	—	2,86	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	KUNSTLER & CHAINE (1906)	—	—	1	—	—	—	—	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	LOSSEN & WEGNER (1937)	„einige 100“	—	5	—	—	—	—	—	inklusive Paramolaren ?	
<i>Gorilla gorilla</i>	MAGITOT (1877)	—	—	2	—	—	—	—	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	REMANE (1921)	322	—	12	3,73*	—	—	—	—	*im Text spricht REMANE von 5%; es ist unklar, wie er zu dieser Zahl kommt	
<i>Gorilla gorilla</i>	RODE & SOLAS (1946)	—	—	1	—	—	—	—	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	SCHULTZ (1935)	—	245	14	—	—	—	5,71	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	SCHULTZ (1950)	—	267	15	—	—	—	5,62	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	SCHWARZ (1927)	—	—	1	—	—	—	—	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	SELENKA (1899)	—	—	—	—	8	—	—	—	fide RIETHE (1955)	
<i>Gorilla gorilla</i>	SIFERE (1909)	—	—	1	—	—	—	—	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	DE TERRA (1905)	—	—	1	—	—	—	—	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	VALLOIS (1925)	—	18	1	—	—	—	5,56	—		
<i>Gorilla gorilla</i>	WYMAN (1856)	—	—	1	—	—	—	—	—	fide REMANE (1921)	

b. 61 von 459 adulten Schädeln (HRDLÍČKA, 1907; LUCAS, 1881; SELENKA, 1898; SCHULTZ, 1935; SCHULTZ, 1941; vorl. Arbeit), d.s. 13,29%.

$$a+b^1 = 11,24\%.$$

Pan: a. 21 von 893 Schädeln (BATESON, 1894; COLYER, 1936; REMANE, 1921; vorl. Arbeit), d.s. 2,35%.

b. 7 von 147 adulten Schädeln (LÖNNBERG, 1917; SCHULTZ, 1935; vorl. Arbeit), d.s. 4,76%.

$$a+b = 2,71\%.$$

Gorilla: a. 38 von 1072 Schädeln (BATESON, 1894; COLYER, 1936; REMANE, 1921; vorl. Arbeit), d.s. 3,54%.

b. 18 von 337 adulten Schädeln (HARTMANN, 1880; SCHULTZ, 1950; VALLOIS, 1925; vorl. Arbeit), d.s. 5,34%.

$$a+b = 3,95\%.$$

Bei den Hylobatidae:

Hylobates: a. 7 von 1007 Schädeln (COLYER, 1936; KIRCHNER, 1895; REMANE, 1921; SCHULTZ, 1944; vorl. Arbeit), d.s. 0,70%.

b. 2 von 269 adulten Schädeln (KIRCHNER, 1895; SCHULTZ, 1933; SCHULTZ, 1935; vorl. Arbeit), d.s. 0,74%.

$$a+b = 0,66\%.$$

Bei den Cercopithecidae:

Macaca: a. 7 von 2109 Schädeln (BERWERTH, 1914; COLYER, 1936; LOSSEN & WEGNER, 1937; vorl. Arbeit), d.s. 0,33%.

b. 2 von 270 adulten Schädeln (SCHULTZ, 1935; vorl. Arbeit), d.s. 0,74%.

$$a+b = 0,39\%.$$

Papio: 6 von 541 Schädeln (COLYER, 1936; SHAW, 1927; vorl. Arbeit), d.s. 1,11%.

Cercopithecus: a. 13 von 2195 Schädeln (COLYER, 1936; LAMPEL, 1963; vorl. Arbeit), d.s. 0,59%.

b. 3 von 265 adulten Schädeln (LAMPEL, 1963; vorl. Arbeit), d.s. 1,13%.

Erythrocebus: 2 von 95 Schädeln (COLYER, 1936), d.s. 2,11%.

Presbytis: 1 von 321 Schädeln (COLYER, 1936; vorl. Arbeit), d.s. 0,31%.

Colobus: a. 3 von 1553 Schädeln (COLYER, 1936; SCHULTZ, 1958; vorl. Arbeit), d.s. 0,19%.

b. 2 von 409 adulten Schädeln (SCHULTZ, 1935; SCHULTZ, 1950; vorl. Arbeit), d.s. 0,49%.

$$a+b = 0,25\%.$$

¹ Arbeiten, die unter a. und b. erscheinen, hierin nur einmal (a) enthalten.

Bei den Cebidae:

Alouatta: a. 2 von 576 Schädeln (BATESON, 1894; SCHULTZ, 1960; vorl. Arbeit), d.s. 0,35%.

b. 1 von 380 adulten Schädeln (SCHULTZ, 1960; vorl. Arbeit), d.s. 0,26%.

Saimiri: 1 von 100 Schädeln (COLYER, 1936), d.s. 1,00%.

Ateles: a. 2 von 251 Schädeln (SCHULTZ, 1960), d.s. 0,80%.

b. 4 von 361 adulten Schädeln (SCHULTZ, 1935; SCHULTZ, 1960), d.s. 1,12%.

a+b = 0,98%.

Reihenfolge der Häufigkeit von M4:

a. Gesamtes Material: *Colobus* (0,25%) — *Presbytis* (0,31%) — *Alouatta* (0,35%) — *Macaca* (0,39%) — *Cercopithecus* (0,59%) — *Hylobates* (0,66%) — *Ateles* (0,98%) — *Saimiri* (1,00%) — *Papio* (1,11%) — *Erythrocebus* (2,11%) — *Pan* (2,71%) — *Gorilla* (3,95%) — *Pongo* (11,24%).

b. Adultserien allein: *Alouatta* (0,26%) — *Colobus* (0,49%) — *Hylobates* + *Macaca* (je 0,74%) — *Ateles* (1,12%) — *Cercopithecus* (1,13%) — *Pan* (4,76%) — *Gorilla* (5,34%) — *Pongo* (13,29%).

Aus unseren Berechnungen ergibt sich klar das Primat des Orangs für Distomolaren (nach Tab. 3 hat er auch die meisten M5), wenn auch die Durchschnittszahlen nicht mehr die Werte BERWERTHS, BRÜHLS, HRDLÍČKAS oder SELENKAS erreichen. Unser definitiver Wert für Adulttiere stimmt sehr gut mit dem von SCHULTZ (1941, 1956) überein. Die übrigen Pongidae erreichen höchstens den halben Prozentsatz des Orangs. Der Rest der Hominoidea, die Hylobatidae, fällt ganz ab und erreicht niemals 1%, obwohl sogar ein M5 bekannt ist. An den Tiefstwert der Pongidae kommt recht nahe der Cercopithecide *Erythrocebus* (vielleicht aber nur wegen des geringen Materials), über 1% erreichen auch *Papio*, *Cercopithecus* und unter den Cebidae *Ateles*, die beiden letztgenannten Gattungen allerdings nur in den Adultserien.

Das Auffinden von Distomolaren hatte mancherlei theoretische Erwägungen zur Folge. So hatten u.a. die M4 der *Catarrhina* BOLK (1911a) zur Aufstellung seiner Hypothese der terminalen Reduktion des *Platyrrhina*- zum *Catarrhina*-Gebiss angeregt. Es erübrigt sich wohl, diese Hypothese hier nochmals zu wiederholen, da sie in der Literatur schon vielfach erläutert und besprochen wurde. Wir verweisen z.B. auf ADLOFF (1911, 1912), BENNEJEANT (1954), BLUNTSCHLI (1911, 1931), DE JONGE (1960), MJSBERG (1931) und RIETHE (1955). Für eine atavistische Bedeutung der M4 traten auch noch folgende Autoren ein (z.T. im Sinne BOLKS): BAUME (fide HÜBNER, 1930), BERWERTH (1914), BLUNTSCHLI (1911, 1931), BUSCH (1886), DIEULAFÉ und HERPIN (fide VALLOIS, 1925), GREMJAZKIJ (1928), HÜBNER (1930), MAGITOT (1869) (nach GREMJAZKIJ, 1928), MJSBERG (1931), ROSENBERG (fide HÜBNER, 1930), THOMPSON (1885) (nach GREMJAZKIJ, 1928) und WENINGER (1948).

Gegen Atavismus bei den M4 (und z.T. auch bei allen anderen überzähligen Zähnen) sprachen sich aus: ADLOFF (1911, 1912), BATESON (1892, 1894), BENNEJEANT (1954), DEPENDORF (fide HÜBNER, 1930), GREGORY (1922), v. LENHOSSEK (fide HÜBNER, 1930), PECKERT (fide HÜBNER, 1930), REMANE (1921), SELENKA (1898) und ZUCKERKANDL (1891).

Eine Mittelstellung nahm SHAW (1927) ein. Er hält das Auftreten von M4 bei den Affen für eine Kombination von Atavismus (aber nicht im Sinne BOLKS, sondern der Rückkehr zu einem hypothetischen 4-Molarentyp der Primatenahnen) und der Tendenz der Zahnleiste, mehr als die normale Zahl an Zähnen zu produzieren: „The writer therefore believes that inheritance, alveolar prolongation and a new tendency of the dental lamina to bud off more than the normal number of teeth, are the factors responsible for the production of fourth molar teeth.“

Eine Entstehung der M4 durch Überproduktion der Zahnleiste nahmen auch schon ZUCKERKANDL, REMANE und dann BENNEJEANT an. Tatsächlich hat nach allen bisherigen Daten diese Theorie die grösste Wahrscheinlichkeit. Dabei steht nach REMANE (1921) und LAMPEL (1963) die Überproduktion der Zahnleiste nicht in kausalem Zusammenhang mit einer Kieferverlängerung, welche letztere ADLOFF, SELENKA, VALLOIS und SHAW als Ursache für M4 ansahen (mindestens teilweise). Auch unser *Gorilla*-Beispiel (Kapitel 3a, Fall 4) stützt die REMANESche Ansicht. Eine Entstehung des M4 durch Abspaltung vom M3 wird ebenfalls vertreten. Streng genommen ist sie ja nur ein Spezialfall des vorigen Modus, wobei von dem bereits ausgebildeten Zahnkeim ein weiterer mehr oder minder vollkommener gebildet wird. Dieser Fall ist zwar im Material von COLYER realisiert, tritt jedoch unter den M4 selten auf und kann keinesfalls als normale Erklärung dienen. Nur als Kuriosität erwähnen wir die Idee von FUCHS (1921), nach der der M4 beim Orang und anderen Catarrhina kein Atavismus ist, weil der Autor ihn als M3 deutet. Der M1 der Catarrhina soll nach FUCHS dem P3 + P4 der Pachylemuridae entsprechen.

Wir erachten es für besonders wichtig, dass das Auftreten vierter Molaren bei Ceboidea (die aus der Literatur bekannten Fälle haben wir in Tab. 3 zusammengestellt) und Halbaffen (siehe z.B. SMITH, 1902) durch die BOLKSche Hypothese nicht erklärt werden kann. Im wesentlichen folgen wir in unseren Ansichten REMANE (1921), der der Atavismen-Theorie völlig ablehnend gegenübersteht. Doch halten wir wenigstens in den Fällen, in denen überzählige Zähne an Stellen stehen, an denen sie bei rezenten Formen „im Normalfall“ fehlen, bei den stammesgeschichtlichen Vorfahren aber auftraten, Atavismus für nicht ganz ausgeschlossen. Allerdings möchten wir dabei längst nicht so weit gehen wie BERWERTH (1914), der den sehr selten auftretenden M5 als Atavismus bis auf die Reptilien-Ahnen der Säugetiere zurückverfolgen will! Innerhalb der Primaten dürften echte Rückschläge sehr selten sein. In der Molarenreihe treten sie überhaupt nicht auf, und bei den Prämolaren sind die meisten Überzahlen besser

anders zu erklären. Einzig die gelegentlich auftretenden dritten und normal in der Zahnreihe stehenden I sind höchstwahrscheinlich Atavismen. Ausserhalb der Primaten kommen Atavismen im Zahnbereich häufiger vor.

Ausser am distalen Ende der Zahnreihe („dents supplémentaires“ nach NEUVILLE, 1917) treten **überzählige Zähne** auch **an anderen Stellen** auf, und zwar sowohl im Zahnbogen, als auch mehr oder weniger seitlich verschoben, im Extremfall völlig labial oder lingual ausserhalb desselben liegend („dents sur-numéraires“ nach NEUVILLE). Auch bei den Theorien über diese sonstigen überzähligen Zähne verweisen wir auf die Literatur, so auf BOLKS Deutung der Paramolaren, die wie seine übrigen Beiträge nur mehr historisches Interesse verdienen. Mit der BOLKSchen Paramolaren-Theorie beschäftigten sich z.B. BENNEJEANT (1936, 1954), FABIAN (1926) und MJSBERG (1931). BENNEJEANT zitiert gegen sie das Auftreten von Paramolaren in der Nachbarschaft des M1 sowie das Auftreten von überzähligen Zähnen auch am lingualen Rande des Zahnbogens. Ob für letztere die Bezeichnung Paramolaren, die BENNEJEANT auch ihnen gibt, richtig ist, sei dahingestellt. MJSBERG richtet sein Augenmerk auch auf überzählige Zähne im antemolaren Gebissabschnitt: Nach der BOLKSchen Hypothese müssten überzählige Prämolaren und Milchmolaren, deren Auftreten als Atavismus zu bezeichnen ist, nur an zwei typischen Stellen vorkommen: 1. zwischen Caninus und heutigem erstem Prämolare (= P3 nach unserer Nomenklatur), 2. an der lingualen Seite des heutigen ersten Molaren der *Catarrhina* (vergl. dazu MJSBERGS Skizze). MJSBERG gibt selbst zu, dass dies meist nicht der Fall ist. Trotzdem sieht er darin kein Argument gegen die BOLKSche Hypothese. Der betreffende Zahn hat dann eben seine ursprüngliche Beziehung zur Zahnleiste aufgegeben und sich selbständig gemacht.

Da wir ausser Distomolaren nur zwei Fälle von sonstigen Zahnüberzahlen fanden und in der Literatur bis auf spärliche Ausnahmen (COLYER, 1936; SCHULTZ, div. Arbeiten) keine genauen Häufigkeitsangaben gemacht werden, verzichten wir in Tabelle 4 auf die Prozentsätze. Doch geht auch so klar hervor, dass der Gorilla am häufigsten zusätzliche I besitzt. Unser Fall 2 mit 3 Incisivi im rechten Oberkiefer betrifft ebenfalls einen Gorilla, wobei wir uns allerdings nicht ganz im klaren sind, ob der äusserste I eventuell ein Milchzahn ist. Ganz sicher gilt das für unseren Prämolarenfall, wo der Pd4 persistiert, neben ihm aber doch der P4 durchgebrochen ist! In Tabelle 4 sind persistierende Milchzähne nicht mit aufgenommen. Wir selbst fanden noch einen zweiten Fall eines Pd4 (Fall 2 des Kapitels 4c), der vermutlich, wäre das betreffende Tier am Leben geblieben, dauernd persistiert hätte. Im Sinne ADLOFFS halten wir diesen Pd4, zumal nur einseitig auftretend, nur für eine individuelle Anomalie und nicht für eine Stütze der BOLKSchen Hypothese der Umwandlung des Pd4 der *Platyrrhina* in den M1 der *Catarrhina*. Wir können uns deshalb nicht MJSBERG (1931) anschliessen, der schreibt: „Ich betrachte die Fälle mit persistierendem 2. Milchmolaren beim

TABELLE 4.
 Übersicht über das Vorkommen von überzähligen Zähnen (ausser M4—M6)
 + *Tubercula paramolaria* (T.p.) in der Literatur

Gattung	Incisivi	Canini	Praemolares	Molares	T.p.
<i>Alouatta</i>	COLYER (1936)	SCHULTZ (1960): C _{sin} Krone aufgespalten	BATESON (1894) SCHULTZ (1935)	BATESON (1894) COLYER (1936)	—
<i>Saimiri</i>	SCHULTZ (1935)	—	—	—	—
<i>Cebus</i>	BENNEJEANT (1936) ROSENBERG (1892) (fide BENNEJEANT, 1936)	—	DE BLAINVILLE (fide WEGNER, 1909)	—	—
<i>Ateles</i>	BATESON (1894) COLYER (1936) MAGITOT (1877) (von G. St.-HILAIRE übern.) Rudolphi (1802) (fide WEGNER, 1909)	—	BATESON (1892, 1894) DE BLAINVILLE (fide WEGNER, 1909) COLYER, 1936)	—	—
<i>Brachyteles</i>	—	—	—	—	—
<i>Macaca</i>	BENNEJEANT (1936) („ <i>Simia sylvanus</i> “) COLYER (1936) WEGNER (1909) COLYER (1936) COLYER (1936)	—	BATESON (1894) COLYER (1919, 1936) BERWERTH (1914) BOLK (1911)	COLYER (1936)	BENNEJEANT (1936, 1954) COLYER (1936) VRAM (1905)
<i>Papio</i>	FREEDMAN (1963) HILL (1966) (Pl. VIII)	—	—	—	—
<i>Cercopithecus</i>	—	—	COLYER (1936)	—	COLYER (1936) LAMPEL (1963)
<i>Erythrocebus</i>	—	—	HOLDING (1906) („ <i>Cercopithecus patas</i> “) COLYER (1936)	—	—
<i>Presbytis</i>	COLYER (1936)	—	—	—	BENNEJEANT (1936, 1954) COLYER (1936)
<i>Colobus</i>	COLYER (1936), WEGNER (1909)	—	BENNEJEANT (1935, 1936, 1954) SCHULTZ (1958)	—	COLYER (1936)

TABELLE 4.

Übersicht über das Vorkommen von überzähligen Zähnen (ausser M4—M6)
+ *Tubercula paramolaria* (T.p.) in der Literatur (Fortsetzung)

Gattung	Incisivi	Canini	Praemolares	Molares	T.p.
<i>Hylobates</i>	COLYER (1936) LÖNNBERG (1931) SCHULTZ (1944)	SCHULTZ (1944) (nur teilweise Verdoppelung)	COLYER (1936) SCHULTZ (1944, 1956)	SCHULTZ (1944) (unvollständige Verdoppelung)	REMANE (1921): „angeschmolzen zapfenförmig“ an Hypoconid d. M ₃ dext. — BENNEJEANT (1936, 1954) („ <i>Pithecius</i> “)
<i>Symphalangus</i> <i>Pongo</i>	COLYER (1936) BENNEJEANT (1936) HRDLÍČKA (1907) REMANE (1921) SCHULTZ (1935) SELENKA (1896, 1898) BENNEJEANT (1936, 1954) COLYER (1936) REMANE (1921)	— HRDLÍČKA (1907)	WEGNER (1908) HRDLÍČKA (1907) OPPENHEIM (1911) SELENKA (1896, 1898)	COLYER (1936) —	— BENNEJEANT (1936, 1954) („ <i>Pithecius</i> “)
<i>Pan</i>		—	SCHULTZ (1935)	COLYER (1936) DUCKWORTH (fide COLYER, 1936) LECHE (O.J.) (fide REMANE, 1921; von diesem zit. n. ADLOFF, 1908) LÖNNBERG (1917) („ <i>Anthropopithecus</i> <i>cottoni</i> “) SELENKA (1899) COLYER (1936) FABIAN (1926) REMANE (1921)	—
<i>Gorilla</i>	BATESON (1894) BOLK (1914) COLYER (1936) NEUVILLE (1917) RANDALL (1943-44) REMANE (1921) SCHULTZ (1935, 1950) SELENKA (1899) (n. BENNEJEANT, 1936; von S. als C angegeben) WEGNER (1909)	SELENKA (1899): nach; BENNEJEANT (1936) = I!	BENNEJEANT (1936, 1954) GRUBER-THALMANN (1932) REMANE (1921) SCHULTZ (1964) WENINGER (1948)		

Menschen als eine sehr wichtige Stütze der BOLKSchen Hypothese, weil sie beweisen, dass die Möglichkeit der Persistenz eines Milchmolaren im bleibenden Gebiss nicht eine rein theoretische Spekulation ist, ...“.

Hinsichtlich weiterer Theorien über Zahnüberzahlen bzw. Zahnzahlvariationen im allgemeinen möchten wir noch auf BATESON (1892), BENNEJEANT (1954), MAGITOT (1877), NEUVILLE (1917) und SELENKA (1898) verweisen. BATESON gebührt dabei das Verdienst, erstmals auf die häufige schizogene Bildung von zwei mehr oder weniger gleichartigen Spaltprodukten hingewiesen und mit Beispielen belegt zu haben. Noch MAGITOT war der Ansicht, dass Spaltungen von Zahnkeimen nie „la formation d'une dent surnuméraire, mais la production d'une masse incomplètement divisée“ ergäben. Nach MAGITOT nehmen normalgestaltete überzählige Zähne ihren Ursprung stets in distinkten Follikeln, die von der Zahnleiste gebildet werden. Atavistische Gedankengänge waren BATESON vollkommen fremd. Er betrachtete die einzelnen Zahnserien stets als Ganzes, was in gewisser Hinsicht auch eine Lösung des gordischen Knotens ist. So schreibt er z.B. über einen *Ateles belzebuth* (= *A. marginatus*) mit beiderseits P4: „... it would, as I think, be best to regard the four premolars in this specimen as collectively representing the three premolars of the normal.“

Bei **Zahnunterzahlen** ist es manchmal schwierig zu entscheiden, ob „angeborenes“ oder nachträgliches Fehlen (Verlust intra vitam) vorliegt. Dies gilt wohl auch z.T. für die in Tabelle 5 aufgeführten Fälle. Leider gibt es keine allgemeingültigen Kriterien für die Einordnung schwieriger Fälle in die eine oder andere Gruppe, und die einzelnen Autoren gehen hier etwas unterschiedlich vor (REMANE, 1921; SCHULTZ, 1935, 1956; LAMPEL, 1963).

„Angeborene“ Zahnunterzahlen können zwei Ursachen haben, wie das z.B. FUCHS (1921) und REMANE (1921) erläutern:

1. Echtes, ursprüngliches Fehlen (REMANE) bzw. echte Reduktion durch totalen Verlust von Zähnen (FUCHS) (bzw. schon der betr. Zahnkeime; Anm. der Verf.),

2. Verschmelzen zweier Zähne zu einem einheitlichen Gebilde (REMANE) bzw. Zusammenfassung des Bildungsmaterials mehrerer Zähne zur Entstehung eines einzigen (meist besonders starken) Zahnes (Konkreszenz) (FUCHS).

Die Verringerung der Zahnzahl spielt in der Phylogenese des Plazentaliergebisses eine ganz besondere Rolle. Schon BATESON (1892) schrieb, dass, ausser den Cetacea, alle Formen von einem Urgebiss mit einer Maximalzahl von Zähnen durch Reduktion abzuleiten sind. Für die Primaten dürfen wir ein hypothetisches Ausgangsgebiss von 44 Zähnen der vereinfachten Formel = 3 I 1 C 4 P 3 M annehmen, wie es bei manchen Urplazentaliern vorkommt (LAMPEL, 1963). Bei allen rezenten Primaten ist diese Zahnzahl verringert, wobei vor allem die Frage, welche P und I weggefallen sind, in der Literatur mehr oder minder heftig diskutiert wird, besonders natürlich im Hinblick auf die Catarrhina und Homo.

TABELLE 5.
Übersicht über das angeborene Fehlen von Zähnen nach Literaturangaben

Gattung	Incisiivi	Canini	Praemolares	Molares ausser M3	M3
<i>Callicebus</i>	HAGMANN in: COLYER (1936)	—	—	—	HAGMANN in: COLYER (1936)
<i>Pithecia</i>	COLYER (1936)	—	—	—	COLYER (1936)
<i>Alouatta</i>	SCHULTZ (1935, 1960)	—	SCHULTZ (1935, 1960)	—	COLYER (1936) RAMME (1915) SCHULTZ (1960)
<i>Cebus</i>	COLYER (1936) RAMME (1915) SCHULTZ (1935) SCHULTZ (1960)	SCHULTZ (1935, 1960)	COLYER (1936) SCHULTZ (1960)	—	COLYER (1936) SCHULTZ (1935, 1960)
<i>Ateles</i>	—	—	SCHULTZ (1935, 1960)	—	BATESON (1894) COLYER (1936) SCHULTZ (1935, 1960)
<i>Brachyteles</i>	COLYER (1936)	—	—	—	COLYER (1936)
<i>Lagothrix</i>	—	—	—	—	SCHULTZ (1935, 1960)
<i>Leontocebus</i>	—	—	—	—	COLYER (1936)
<i>Leontocebus</i>	—	—	SCHULTZ (1956)	—	COLYER (1936)
(„ <i>Mystax midas</i> “)	—	—	—	COLYER (1936)	—
<i>Macaca</i>	NAKAJIMA (1937)	SCHULTZ (1935)	LOTH (1911)	—	COLYER (1936)
<i>Papio</i>	COLYER (1936)	—	COLYER (1936)	COLYER (1936)	COLYER (1936)
<i>Cercopithecus</i>	COLYER (1936) LAMPPEL (1963) SCHULTZ (1935)	LAMPPEL (1963)	SCHULTZ (1935) COLYER (1936) LAMPPEL (1963)	—	COLYER (1936) LAMPPEL (1963) SCHULTZ (1935)
<i>Erythrocebus</i>	—	—	COLYER (1929, 1936)	—	—
<i>Presbytis</i>	COLYER (1936)	—	COLYER (1936)	—	COLYER (1936)
<i>Pygathrix</i>	—	—	—	—	SCHULTZ (1935)
<i>Nasalis</i>	SCHULTZ (1935, 1942)	—	—	—	—
<i>Colobus</i>	SCHULTZ (1958) TOMES (1897)	SCHULTZ (1958)	COLYER (1936) SCHULTZ (1935, 1958) TOMES (1897)	—	COLYER (1936) SCHULTZ (1958)

TABELLE 5.
Übersicht über das angeborene Fehlen von Zähnen nach Literaturangaben (Fortsetzung)

Gattung	Incisivi	Canini	Praemolares	Molares ausser M3	M3
<i>Hylobates</i>	BERWERTH (1914) COLYER (1936) SCHULTZ (1935, 1944, 1956)	—	COLYER (1936) REMANE (1921)	—	COLYER (1936) KIRCHNER (1895) REMANE (1921) SCHULTZ (1933, 1935 1944, 1956) —
<i>Symphalangus</i>	COLYER (1936) REMANE (1921)	—	—	—	—
<i>Pongo</i>	BERWERTH (1914) COLYER (1936) HÜBNER (1930) MAGGI (1891) SCHULTZ (1935) SCHULTZ (1941)	REMANE (1921)	COLYER (1936) REMANE (1921) SCHULTZ (1935) („ <i>Pithecus</i> “)	—	BATESON (1894) BRÜHL (1856) COLYER (1936) HRDLÍČKA (1907) SCHULTZ (1935, 1941)
„ <i>Pithecus</i> “	SCHULTZ (1935) SCHULTZ (1941)	—	—	—	—
<i>Pan</i>	BENNEJEANT (1936) REMANE (1921) SCHULTZ (1935)	—	COLYER (1936) REMANE (1921) SCHULTZ (1956)	—	COLYER (1936) ELLIOT (n. REMANE, 1921) REMANE (1921) SCHULTZ (1935) COLYER (1936) RANDALL (1943-44)
<i>Gorilla</i>	COLYER (1936) NEUVILLE (1917) RANDALL (1943-44) REMANE (1921) SCHULTZ (1935, 1950)	REMANE (1921)	COLYER (1936)	—	—

Ob es sich bei allen aufgezählten Fällen immer um angeborenes, ursprüngliches Fehlen handelte, konnte erklärlicherweise aus den Angaben der Autoren nicht immer ganz sicher erschlossen werden.

Ganz eifrige Phylogenetiker haben sogar bereits das „Zukunftsgebiss“ des Menschen „konstruiert“!

Was zunächst die postcaninen Zähne anbetrifft, so ist nach BENNEJEANT (1936) die klassische Meinung die, dass sich die „diphysaires“, d.h. die P, „mésialement“ und die „vraies molaires“, d.h. die M, „distalement“ reduzieren. Die P der Catarrhina sind demnach P3 und P4 der Urformel.

HENSEL (1879) bezweifelt für die Altweltaffen (aber nicht für *Homo*!), dass wirklich der P2 (bzw. nach seiner distomesiaden Zählweise der P3) ausgefallen ist. Rein auf Grund der Morphologie des vorderen P der Altweltaffen hält er diesen für den P2 (= seinen P3) und sieht den P3 (= seinen P2) als ausgefallen an.

BOLK (1911a) wollte die klassische „Exkalationshypothese“ durch seine „Hypothese der terminalen Reduktion“ ersetzen, d.h. des Wegfalls von M3 und P4 bei den Catarrhina und der Umwandlung des Pd4 in den ersten Molaren, wobei er ein gelegentliches Fehlen des P4 und die gleichzeitige Persistenz des Pd4 als Stütze für seine Hypothese heranzog. Nach ADLOFF geht BOLK hier in der Deutung von Gelegenheitsbefunden zu weit. ADLOFF hält das Persistieren von Pd4 nur für eine individuelle Variation (siehe oben). Er schreibt (1911) zu BOLKS merkwürdigen Gedankengängen noch Folgendes: „Es ist aber die Persistenz des Pd4 lediglich die Folge der Rückbildung des P4 und nicht etwa, wie BOLK annimmt, eine Reaktion auf diejenige des M3.“

Fehlen der M3 (siehe auch Tab. 5) ist (ausser bei *Homo*) besonders bei den Ceboidea relativ häufig (Prozentzahlen siehe SCHULTZ, 1935). Auch unser einziger Fall betrifft einen *Cebus*-Schädel. Beim Fehlen der M3 ist (nach SCHULTZ, 1960) die Endstufe eines Trends zur Reduktion dieser Zähne innerhalb der Ceboidea verwirklicht, wie sie bei allen Callithricidae der Normalzustand geworden ist. Dass man die rezenten *Catarrhina* nicht direkt von dieser Endstufe der Platyrrhina ableiten kann, wie BOLK es tut, liegt auf der Hand.

Unseren wenigen Fällen des echten Fehlens von P (einmal kombiniert mit Persistenz des Pd4!; siehe Kommentar oben) möchten wir keine phylogenetische Bedeutung beimessen. Sie könnten zum Teil für die Exkalationshypothese (Fall 5 des Kapitels 4c, P³ sin. fehlt), zum Teil für die Hypothese der terminalen Reduktion sprechen (Fall 2 des Kap. 4c, P₄ sin. fehlt, Pd₄ sin. persistiert; siehe auch LAMPEL, 1963, p. 82, Fall 2: Fehlen beider P₄, allerdings ohne Persistenz der betr. Pd₄ bei *Cercopithecus diana*). Sicher sind es aber nur individuelle Anomalien. Wie SCHULTZ in mehreren Arbeiten darstellte, besitzen die P eine unregelmäßige Durchbruchfolge, sodass sich viele Unregelmäßigkeiten in diesem Gebissabschnitt schon allein hieraus erklären lassen.

Bei den Incisivi ist es noch eine offene Frage, welcher von den drei Schneidezähnen im Gebiss von Formen mit 2 I (z.B. allen Affen) ausgefallen ist. Zwei Ansichten stehen einander gegenüber: Der I 3 oder der I 1. LÖNNBERG (1931)

stützt die erstgenannte Ansicht, da er bei zwei Gibbons einen „I³ dext.“ bzw. „I³ beidseitig“ fand. SCHWARZ (1930) versucht die zweite Ansicht zu untermauern. Er fand, dass bei madagassischen Lemuroidea die mesialen I reduziert werden. Doch ist dies sicher nur eine Anpassung an die Ernährung und soll ein besseres Vorstossen der Zunge ermöglichen. LÖNNBERG lehnt deshalb eine Verallgemeinerung der SCHWARZschen Ergebnisse auf die eigentlichen Affen mit dem Hinweis ab, dass „the latter have certainly not descended from the former“ (= den Lemuroidea).

Dafür, dass die I der Affen distomesiad (im Sinne LÖNNBERGS) reduziert werden, spricht auch unser Fall 3 des Kapitels 4a (echtes Fehlen beider I² bei *Hylobates*) (alle übrigen I-Fälle sind Intra-vitam-Verluste) sowie Fall 4 bei LAMPEL (1963), p. 81 (echtes Fehlen beider I₂ bei *Cercopithecus mona*). Mit unserem *Hylobates*-Fall unterstützen wir ferner sogar das BOLKSche Bild des hypothetischen Zukunftsgebisses des Menschen!

Für die **Stellungsanomalien** lieferte schon MAGITOT (1877) eine sehr detaillierte Einteilung. Nach ihm unterscheiden wir zwei Hauptgruppen: Anomalies de siège und anomalies de direction. Zu letzteren gehören Neigungen und Rotationen, erstere teilt MAGITOT ein in Transpositionen (Platztausch, „migrations doubles“, z.B. C^I/P³ → P³/C^I), Deplazierungen ausserhalb des Zahnbogens, wobei der eigentliche Platz leer bleibt („migrations simples“) und „Hétérotopies par genèse“, die alle Zähne umfassen, welche an einem Punkt des Körpers erscheinen, an dem eine Relation mit der Serie der normalen Zahnfollikel unmöglich ist.

In unserem Material finden sich sowohl Drehungen als auch Neigungen sowie Verschiebungen, letztere allerdings meist nicht mit vollkommenem Verlassen des Zahnbogens verbunden. Leider konnten wir keine Transpositionen entdecken. Ein sehr schönes Beispiel für Deplazierungen ist unser Fall 4 des Kapitels 4c (beide P₄ an den unteren Aussenrand des Dentale verschoben und hier teilweise von aussen sichtbar). Ähnliches fanden auch CAMERANO (1896), COLYER (1929) und SCHULTZ (1956). Nach MAGITOT werden die P seltener von „Hétérotopie simple“ betroffen als die C, und wenn, dann meist an die Innenseite: „C'est ordinairement à la partie intérieure de l'arcade dentaire qu'on les (die P) observe, soit à la mâchoire inférieure, soit plus fréquemment encore à la supérieure.“ Von MAGITOTS theoretischen Erörterungen ist wichtig, dass er klar erkannte, dass ausserhalb des Zahnbogens auftretende Zähne keine absoluten Neubildungen („mutations morphologiques sur place“) sind, sondern aus verlagerten Zahnfollikeln entstehen.

Neigungen von Zähnen geschehen entweder wegen freier Räume (Zahn-lücken) oder wegen Behinderung der normalen Eruption durch Nachbarzähne. Für unseren Fall 13 des Kapitels 5 gilt folgender Satz MAGITOTS wörtlich: „D'autre fois, elles (die P) sont projetées en dedans... lorsqu'elles paraissent

tardivement à la fin de la seconde dentition et que l'emplacement qu'elles devaient occuper se trouve envahi par les dents voisines.“ Im grossen und ganzen können wir sagen, dass wohl die meisten Stellungsanomalien durch eine gestörte Durchbruchfolge entstehen. Bei den Drehungen kommen auch noch andere Faktoren hinzu.

Erörterungen über MAGITOTS Gedanken finden sich bei CARUS (1898) und NEUVILLE (1936), die auch eigene Fälle lieferten. Weitere Fälle von Stellungsanomalien (soweit oben noch nicht erwähnt) fanden wir bei folgenden Autoren: ANGST und STORCH (1967), BATESON (1894), BENNEJEANT (1936), COLYER (1919, 1936), FREEDMAN (1963), GRUBER-THALMANN (1932), HOLDING (1906), HRDLÍČKA (1907), KEUCHENIUS (1917), LAMPEL (1963), LESSONA (1877), LOTH (1911), MARTINI (1877) und SCHULTZ (div. Arbeiten).

Bei den **Abweichungen im Kronenrelief** (*der M*) möchten wir uns in der Diskussion auf zwei Punkte beschränken, einmal auf die im einspitzigen Kegelzahn ihr Endstadium findenden Höckerreduktionen (wobei unser Material erlaubt, eine morphologische Reduktionsreihe aufzustellen) und zum anderen auf die überzähligen Höcker, die in der Literatur als „Tubercula paramolaria“ und „Tubercula Carabelli“ bezeichnet werden.

Hinsichtlich der Reihenfolge der **Höckerreduktionen** an den Molaren (und Prämolaren) gibt uns schon BENNEJEANT (1936) eine klare Auskunft, indem er schreibt: „L'ordre de disparition est inverse de celui indiqué par TOPINARD pour la calcification.“ Im Oberkiefer verschwindet zuerst der Hypoconus (der Talonhöcker), dann der Metaconus und schliesslich der Protoconus. Der Paraconus bleibt als Haupthöcker am längsten erhalten. Im Unterkiefer ist die Reihenfolge der Reduktion: Hypoconulid — Entoconid — Hypoconid (die drei Talonidhöcker) — Metaconid. Als letzter Höcker bleibt das Protoconid erhalten. Selten beobachtete BENNEJEANT, dass das Metaconid vor dem Entoconid verschwindet. — Auf die Frage der Homologisierung der Höcker von Molaren und Prämolaren sei hier nicht näher eingegangen. Diese Frage wird bereits in LAMPEL (1963) diskutiert.

Der normale Abbau der Höcker entspricht somit genau deren phylogenetischem Alter im Sinne der von GIDLEY modifizierten COPE-OSBORNSchen Trituberculartheorie, und das Einhöckerstadium darf als Rückkehr zum Ausgangstyp gewertet werden. In diesem Sinne sprechen sich auch KUNSTLER & CHAINE (1906) und MAGITOT (1877) aus. Erstere schreiben vom konischen Zahn, dass er „un retour à un état ancestral“ sei, letzterer formulierte den Satz: „La forme conoïde est un phénomène de réversion au type fondamental.“ In jüngerer Zeit hat sich als weiterer Autor DE JONGE (1960b, 1961) mit der Reduktion des Höckerreliefs, und zwar der oberen M, befasst. Obwohl er, aus der BOLK-Schule stammend, in der theoretischen Grundhaltung im Gegensatz zu den meisten anderen Autoren von BOLKS Dimer-Theorie ausgeht (Verschmelzung zweier

triconodonter Reptilienzähne zum Säugerzahn), kommt DE JONGE zu ähnlichen Ergebnissen wie BENNEJEANT. DE JONGE betont (bei *Homo*) vor allem das zweihöckerige Stadium der Reduktion und schreibt ferner: „Am Ende dieser Variabilität befindet sich — ... — ein kaum noch differenziertes, zumeist sogar voll und ganz aplastisches Rudiment: ein Kegelzahn.“ Mit BOLKS Formelsprache sieht die Höckerreduktion der Oberkiefer-Molaren so aus:

1. 4-höckriger	2. 3-höckriger	3. 2-höckriger	4. 1-höckriger
Molar	Molar	Molar	Molar
Pa Pp	Pa Pp	Pa	Pa
<hr/> D 4	<hr/> D	<hr/> D	

Übersetzt in die Formelsprache COPE-OSBORN-GIDLEYS bedeutet das:

Pa Me	Pa Me	Pa	Pa
<hr/> Pr Hy	<hr/> Pr	<hr/> Pr	

Der Kuriosität halber sei noch angemerkt, dass es für den Unterkiefer nach BOLKS (1914) Formeln nicht klar ist, dass der zuletzt übrigbleibende Höcker das Protoconid ist. Zu tief in seiner Dimer-Theorie verhaftet, werden einhöckerige UK-Zähne von BOLK mit $\left(\frac{P}{D}\right)$ angegeben, was einem verschmolzenen Protoconid/Metaconid entspräche.

Bei Betrachtung unserer Tabelle 6, in der wir erstmalig den Versuch gemacht haben, in der Literatur beschriebene Kegelzähne und deren Vorstufen (Höckerreduktionen, bei denen noch mehr als 1 Höcker vorhanden ist) übersichtsmässig zu erfassen, geht klar hervor, dass Höckerreduktionen vor allem am M3 und M4 auftreten. Dass die Distomolaren (und auch Paramolaren) häufig durch Höckerreduktionen (Endstufe „coneshaped“) ausgezeichnet sind, betont vor allem COLYER (1936). Auf morphologische Reduktionen am M3 weisen u.a. COPE (1883), GREGORY (1934) und TOPINARD (1892) hin (zitiert nach BENNEJEANT). DE JONGE (1960) spricht sogar von einer „Prämolarisation des dritten oberen Molaren“ bei *Homo*.

Mit unseren eigenen Untersuchungen liefern wir vor allem für die Cercopithecoidea ein reichhaltiges Material an Höckerreduktionen (26 Fälle; dazu noch 2 Fälle bei Hominoidea). Die Cercopithecoidea sind auf diesem Gebiet bisher leider nur selten bearbeitet worden. Eine statistische Übersicht über Reduktionen auf 3 bzw. 3—4 Höcker am M³ bei drei *Cercopithecus*-Arten findet sich z.B. bei LAMPEL (1963). Die meisten Beispiele betreffen auch in dieser Arbeit eine nur schwache Höckerreduktion vor allem der M³ auf 3 oder 3—4 Höcker (vergl. Abb. 14), wobei es aber im Gegensatz zur allgemein verbreiteten Meinung (siehe z.B. COLYER, 1936; DE JONGE, 1961) wie bei LAMPEL 1963 (auch bei unserem *Pongo*-Fall!) i.d.R. der Metaconus und nicht der Hypoconus ist,

TABELLE 6.

Übersicht über das Auftreten von Kegelzähnen und deren Vorstufen (sonstige Höckerunterzähnen) nach der Literatur

Art	Autor	Incisivi	Praemolares	M1—M3	M4—M5
<i>Alouatta palliata</i>	SCHULTZ (1960)	—	—	5 × „vestigiale M3“	—
<i>Cebus apella</i>	ROSENBERG (1892) fide BENNEJEANT (1936)	1 × beide I ³ conoid (schizogène)	—	—	—
<i>Cebus capucinus</i>	SCHULTZ (1960)	—	—	3 × alle M ₃ , 14 × nur die M ₃ „vestigial“	—
<i>Cebus variegatus</i>	BATESON (1894)	—	—	—	1 × M ⁴ dext. zylindrisch
<i>Ateles</i> sp.	RUDOLPHI (1802) fide BENNEJEANT (1936)	1 × I ³ conoid (schizogène) ? Seite	—	13 × „vestigiale M ³ “	—
<i>Ateles geoffroyi</i>	SCHULTZ (1960)	—	—	—	1 × M ₄ dext. zweihöck- rig, auss. höher
<i>Macaca speciosa</i>	BERWERTH (1914)	—	—	—	1 × M ⁴ dext. 2-höckrig
<i>Macaca</i> sp.	VRAM (1905)	—	—	M ³ : 3—4- und 3-höckrige sehr häufig	—
<i>Cercopithecus</i> sp. mult.	LAMPEL (1963)	—	—	1 × M ₃ dext. „one cusp“	1 × M ⁴ dext. „cone- shaped“
<i>Cercopithecus aethiops</i>	COLYER (1936)	—	—	1 × M ₃ dreihöckrig	—
<i>Cercopithecus diana</i>	LAMPEL (1963)	—	1 × P ³ sin. cone- shaped	—	—
<i>Cercopithecus mona</i>	COLYER (1936)	1 × I ² dext. cone- shaped	—	1 × M ₃ dreihöckrig	—
<i>Cercopithecus mona</i>	LAMPEL (1963)	—	—	1 × M ₃ einhöckrig	—
<i>Cercopithecus nictitans</i>	LAMPEL (1963)	1 × I ² sin. winziger Stiftzahn	—	—	—
<i>Erythrocebus patas</i>	COLYER (1936)	—	—	—	1 × M ⁴ dext. cone- shaped
<i>Presbytis melalophos</i>	COLYER (1936)	—	—	1 × M ³ sin. cone-shaped	—
<i>Colobus</i> sp.	REMANE (1926)	—	1 × P ³ dext. „stump- fer Zapfenzahn“	alle M eines Sch. mit 3 H., im OK. Para-, Meta-, Protoconus	—

TABELLE 6.

Übersicht über das Auftreten von Kegelzähnen und deren Vorstufen (sonstige Höckerunterzahlen) nach der Literatur (Fortsetzung)

Art	Autor	Incisiivi	Praemolares	M1—M3	M4—M5
<i>Colobus caudatus</i>	TOMES (1897)	—	1 × P ³ sin., „peg-shaped“; 1 P ₄ sin. zylindrisch	1 × M ₂ u. M ₃ dext. zylindr., M ¹ dreispitzig	—
<i>Hylobates</i> sp.	COLYER (1936)	—	—	1 × M ₃ dext. 3-höckrig am M3 häufig Spitzenreduktion	—
<i>Hylobates</i> sp.	SCHULTZ (1933)	—	—	12 × M ³ 3-höckrig	—
<i>Hylobates</i> „concolor“	KIRCHNER (1895)	—	—	7 × M ₃ 4-höckrig	—
<i>Hylobates lar</i>	DUVERNOY (o.J.) (fide KIRCHNER, 1895)	—	—	1 × M ₃ 3-höckrig	—
<i>Symphalangus dactylus</i>	COLYER (1936)	—	—	1 × 4-höckrige M ₃	—
<i>Symphalangus synd.</i>	WEGNER (1908)	—	—	1 × M ₃ dext. 3-höckrig	—
<i>Pongo pygmaeus</i>	BENNEJEANT (1936)	1 × I ³ sin. conoid	1 × P ² sin. 1-höckrig (überz. P. vergl. Tab. 4)	—	—
<i>Pongo pygmaeus</i>	SCHULTZ (1941)	1 × beide I ² „vestigial“	—	—	—
<i>Pongo pygmaeus</i>	SELENKA (1898)	—	—	—	1 × beide M ⁴ stummelförmig, 1 × beide M ⁵ stiftförmig
<i>Pan</i> sp.	BISCHOFF (1867c)	—	—	—	1 × beide M ₄ stiftförmig
<i>Pan</i> sp.	BRANCO (1898)	—	—	bei 1 Sch. M ₃ zu Knopf reduz.	—
<i>Pan</i> sp.	COLYER (1936)	—	—	—	M ₄ „in some cases a small cone“; auch 3- od. 2-Höckrigkt. kommt vor
<i>Pan</i> sp.	LARTET (o.J.) (fide SELENKA, 1898)	—	—	1 × M ₃ 4-höckrig	—

TABELLE 6.

Übersicht über das Auftreten von Kegelzähnen und deren Vorstufen (sonstige Höckerunterzähnen) nach der Literatur (Fortsetzung)

Art	Autor	Incisiivi	Praemolares	M1—M3	M4—M5
<i>Pan</i> sp.	LÖNNBERG (1917)	—	—	—	1 × beide M ₄ 3—4-höckrig
<i>Pan</i> sp.	REMANE (1921)	—	—	2 × M ³ kleine Zapfen-zähnen	—
<i>Pan troglodytes</i>	SCHULTZ (1956) Abb. 17, D	—	—	1 × M ₃ sin. 2-spitzig	—
<i>Pan</i> sp.	SELENKA (1899)	—	—	1 Stiftzahn in der Lücke zw. M ¹ und M ² (Paramolar)	—
<i>Gorilla gorilla</i>	BATESON (1894)	—	—	—	1 × beide M ₄ konisch, „embedded“
<i>Gorilla gorilla</i>	BENNEJEANT (1936, 1954)	—	P suppl. (= P ₂ ?) conoid	—	1 × beide M ₄ cone-shaped, im Ramus; gleicher Fall wie BATESON?
<i>Gorilla gorilla</i>	COLYER (1936)	—	—	—	—
<i>Gorilla gorilla</i>	GAN (1942)	—	1 × P ³ dext. cône	—	1 × M ₄ sin. konisch.
<i>Gorilla gorilla</i>	GERVAIS (1874)	—	—	—	1 × M ⁴ dext. 3-höckrig
<i>Gorilla</i> („gina“)	KUNSTLER & CHAINE (1906)	—	—	—	(1 kräftiger H. + 2 kleinere)
<i>Gorilla gorilla</i>	NEUVILLE (1917)	—	—	beide M ³ eines Sch. mit Tendenz zum „type tricuspidé“, 3 gr. + 1 kl. Höcker	—
<i>Gorilla gorilla</i>	SCHULTZ (1950)	—	1 × P ₄ sin. stark verkleinert	—	—
<i>Gorilla gorilla</i>	VALLOIS (1925)	—	—	—	1 × 3-spitziger M ₄

der reduziert wird. (Die Frage, ob es sich auch bei den Cercopithecoidea um einen „echten“ Hypoconus handelt, s. KÄLIN, 1962, LAMPEL, 1963, und REMANE, 1921, ist inzwischen von VORUZ, 1970, im positiven Sinne entschieden worden.) Nur DE JONGE (1961) beschreibt bei *Homo* eine „atypische“ Reduktion des „distobukkalen“ Höckers. In dieser Hinsicht können wir also nicht die Reduktionsfolge Hy—Me—Pr bestätigen, sondern in unseren Fällen ist es fast stets der Metaconus, der als erster Höcker reduziert wird. Das mag mit den Raumverhältnissen am hinteren Kieferaussenrande zusammenhängen.

Für besonders wichtig erachten wir unsere Fälle 10, 16 und 27 des Kapitels 6b, aus denen wir eine Art „morphologische Reduktionsreihe“ des Oberkiefer-Molarenreliefs von 3- über 2- zu 1-Höckrigkeit zu konstruieren versuchen (siehe Abb. 19 b—d):

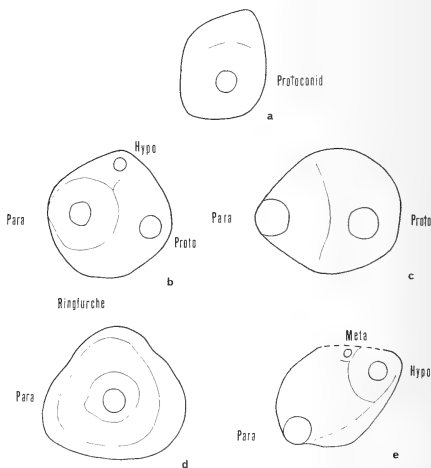


ABB. 19.

Höckerunterzahlen: a. Der einhöckrige M_3 sin. von C m 99, vergl. Abb. 16; b—d Reduktionsreihe der Höcker an $M^{sup.}$ vom 3-Höcker- zum 1-Höcker-Stadium; b. Ce mo 11 (vergl. Abb. 15), M^3 sin. bereits sehr klein, Paraconus von einem Ringgraben umgeben; c. *Symphalangus syndactylus* Serie Amsterdam 1907/21, M^3 sin. Die beiden Höcker durch ein Tal geschieden; d. Ce ce 26, M^1 sin. Ein Höcker, von einer Ringfurche umzogen. Vergl. das Photo von Abb. 2a; e. Co po 12, M^2 sin. Ein aberranter Fall von Höckerreduktion (s. Abb. 17).

Ad Abb. 19b: Dieser 3-höckrige Zahn des Falles 16 lässt klar den Paraconus als grössten Höcker erkennen, der ausserdem vollkommen isoliert dasteht (von einer Ringfurche umgeben). Der zweitstärkste Höcker ist der Protoconus, der kleinste ein distomedianer Höcker, der höchstwahrscheinlich (bei Berücksichtigung

unserer übrigen Fälle) als Hypoconus zu deuten ist. Ganz eindeutig möchten wir letzteres aber nicht behaupten.

Ad Abb. 19c: An diesem 2-höckrigen Zahn des Falles 27 sind nur noch Para- und Protoconus vorhanden, wobei der Paraconus deutlich stärker ist.

Ad Abb. 19d: Das Einhöckerstadium ist erreicht (Fall 10). Gerade weil hier wieder eine so eigenartige Ringfurche um den einzigen Höcker vorhanden ist wie beim Paraconus des Falles der Abbildung 19b, dürfen wir diesen zentralen Höcker mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit als Paraconus ansprechen.

Das Ergebnis unserer Befunde ist also eine Höckerreduktion bei den OK-Molaren in der Reihenfolge Me—Hy—Pr; nur im Falle 16 könnte eventuell auch die von den meisten Autoren postulierte Folge Hy—Me—Pr vorliegen.

Für die Unterkiefer können wir leider keine analoge Reihe aufstellen, da wir hier nur das Endstadium der Einhöckrigkeit fanden (Fall 17 des Kapitels 6b). Bei der einzigen Spitze handelt es sich der Lage nach um das Protoconid (Abb. 19a).

Überzählige Höcker gibt es an verschiedenen Stellen im Kronenrelief der Molaren. Es seien hier nur die „Tubercula paramolaria“ und die „Tubercula Carabellii“ diskutiert, obwohl wir in unserem Material (Kapitel 6a) auch noch andere überzählige Höcker fanden (und zwar ausser den Paraconidresten des Falles 1 in Kap. 3a stets am distalen Rand von M3), wie sie z.B. bei Pongidae schon von SELENKA (1898) und ECKARDT (1930) genauestens beschrieben und sogar statistisch ausgewertet wurden. Das Mesoconid bzw. Hypoconulid haben wir bei den Cercopithecoidea nicht als überzähligen Höcker angesehen, da es in manchen Gattungen, z.B. *Papio* oder *Macaca*, am M₃ regelmässig auftritt.

„Tubercula paramolaria“ fanden wir nur an einem einzigen Schädel und zwar bei einem Makaken (Fall 7 des Kapitels 6a). Unter „Tubercula paramolaria“ versteht man nach BOLK (s. auch FABIAN, 1926) nichtselbständige, reduzierte Paramolaren (siehe oben), die auf der Labialseite an einen M angeschmolzen sind, und zwar an den vorderen Aussenhöcker. Dies wird aber vielfach auch bezweifelt. So schreibt z.B. ADLOFF (1934): „Tubercula paramolaria sind Anomalien, die nur gelegentlich vorkommen. Sie befinden sich auf der buccalen Fläche der Molaren gewöhnlich seitlich vom vorderen Höcker, von dem sie sich mehr oder minder stark abheben.“ Erstmals wurden sie (fide ADLOFF) von ZUCKERKANDL beschrieben und dann von BOLK — wie ja auch die freien Paramolaren — „als Beweis für seine seltsamen Hypothesen über die phylogenetische Entstehung des Gebisses der Säugetiere und des Menschen“ in Anspruch genommen. ADLOFF lehnt die BOLKSche Deutung vollkommen ab. Nach ihm stellen die „Tubercula paramolaria“ keine Reste einer Vorläufergeneration der Molaren dar, sondern sind aus dem Basalband hervorgegangene Anomalien. BENNEJEANT (1936, 1954) äusserte sich ebenfalls gegen BOLK (wie auch schon bei den Paramolaren, siehe oben). Vor allem widerlegte er die BOLKSche Behauptung, dass „Tubercula

paramolaria“ nur am vorderen Aussenhöcker der M vorkommen: „Il existe des tubercules paramolaires qui ne se relie pas au paracône ou au protocône.“ Gleiches stellte auch LAMPEL (1963) fest. Die „Tubercula paramolaria“ unseres Falles liegen im Oberkiefer genau in der Mitte zwischen Para- und Metaconus (mit DE TERRA, 1905, wären sie als „interstitielle Grübchenhöcker“ zu bezeichnen), im Unterkiefer am Mesiolabialrand des Hypoconids! Hinsichtlich der Entstehung nimmt BENNEJEANT einen schizogenen Ursprung der T.p. an.

Wir selbst kommen zu der Auffassung, dass man den Begriff „Tubercula paramolaria“ abschaffen und bei allen zusätzlichen Höckern am Labialrand schlicht und einfach von „zusätzlichen Labialhöckern“ oder „zusätzlichen Wangenhöckern“ sprechen sollte, ohne Rücksicht auf deren Lage und Entstehung, welch letztere meist sowieso nicht mehr nachzuweisen ist. Die „Tubercula paramolaria“ sensu stricto (im Sinne BOLKS) sind dann nur Sonderfälle solcher anomaler zusätzlicher Labialhöcker.

„Tubercula Carabelli“ sind zu Ehren des Entdeckers CARABELLI so genannte (von diesem als Tubercula anomala beschriebene) zusätzliche Höcker an der Innenseite von Molaren und müssten deshalb genauer „Tubercula Carabellii“ heissen. CARABELLI (1842) selbst gibt folgende Definition für sein Höckerchen: „... ein Höcker, welcher an der inneren Seite der Krone der oberen Mahlzähne, in der Regel derjenigen des ersten, angetroffen wird und der mit seiner Basis nahe am Halse des Zahnes entspringt und mit seiner Spitze etwas entfernt von der Krone frei in der Mundhöhle steht.“ Von CARABELLI bei *Homo* beschrieben, fanden spätere Autoren, so z.B. BATUJEFF (1896), das „Tuberculum Carabelli“ auch bei Halbaffen und Affen, bei letzteren z.B. in den Gattungen *Saimiri*, *Cebus*, *Macaca*, *Papio* und *Hylobates*. Einige Verwirrung stiftete DE TERRA (1905), der behauptete, Carabelli-Höcker kämen nur bei *Homo* vor, bei den Affen entsprächen ihnen die sog. „Approximalhöcker“. Es ist das Verdienst BOLKS (1914), hier Klarheit geschaffen zu haben: „Der Stankpunkt, den de Terra bezüglich dieser Bildung vertritt, kommt mir nicht motiviert vor. Der Autor behauptet, den Carabellischen Höcker treffe man nur beim Menschen an; was man bei niederen Affen als solchen beschreibe, sei eine andere Bildung, die de Terra als „Approximalhöcker“ bezeichnet. Wenn man jedoch bemerkt, dass der Autor S. 162 und 285 als Beispiele solcher „Approximalhöcker“ Bildungen an der bukkalen Seite der Unterkiefermolaren abbildet und beschreibt, dann ist es deutlich, dass hier eine Verwirrung von Reliefbildungen vorliegt.“ Während wir die „Approximalhöcker“ DE TERRAS wohl besser als Paraconid- oder Protoconulusreste oder als cinguläre zusätzliche Labialhöcker deuten, möchten wir zum Kapitel „Carabelli-Höcker“ noch die am lingualen Zahnrand zwischen den beiden Haupthöckern gelegenen Höcker, im Oberkiefer von DE TERRA, S. 284/85, „Grübchenhöcker“, im Unterkiefer „interstitielle Höcker“ genannt, zur Diskussion bringen. (Labial gelegene Höcker an den entsprechenden Stellen zwischen den beiden Haupthöckern

bezeichnet DE TERRA im OK als „interstitielle Grübchenhöcker“, im UK als „Grübchenhöcker(chen)“!). Es ist höchstwahrscheinlich, dass viele Autoren auch diese (und nicht nur im Sinne CARABELLI lingual vom vorderen Innenhöcker gelegene) Höcker als „Carabelli-Höcker“ ansahen! Ausserdem kommen Übergangsfälle vor.

Aus diesem Grunde möchten wir auch den Namen „Tubercula Carabelli(i)“ abschaffen und bei zusätzlichen Höckern am Lingualrand (die höchstwahrscheinlich alle aus dem Cingulum entstehen, vergl. ADLOFF, 1934, und DE TERRA, 1905) nur mehr von „zusätzlichen Lingualhöckern“ oder „zusätzlichen Zungenhöckern“ sprechen. Solche trafen wir bei Makaken — meist in Form von Grübchen- bzw. interstitiellen Höckern sensu DE TERRA — weit verbreitet an, sodass wir sie nicht als Anomalien ansehen (in diesem Sinne äusserte sich auch schon ADLOFF). Wir geben eine Übersichtstabelle über unsere Funde in Kapitel 6d.

Abschliessend sei noch bemerkt, dass BOLK wie den „Tubercula paramolaria sensu stricto“ auch den „Tubercula Carabelli“ eine zu weit reichende Bedeutung beimisst. So wie er die T.p. für Reste der ersten Zahngeneration hält, hält er (1914) die T.C. für „die rudimentär entwickelte dritte Zahngeneration“!

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die vorliegende Arbeit befasst sich mit Zahnanomalien von Affen; darunter wurden hier folgende Abweichungen gezählt: Zahnüber- und -unterzahlen, auffällige Stellungsanomalien und Reliefsonderbildungen (besonders Höckerüber- und -unterzahlen). In einem Material von 20 Neuweltaffenschädeln wurde eine, in einem von 461 Altweltaffenschädeln oder -schädelbasisaufnahmen wurden 73 Anomalien gefunden (davon 56 bei den 396 Cercopithecoidea).

2. An überzähligen Zähnen wurden in 4 Schädeln Distomolaren (M4) gefunden, und zwar in zwei Schädeln von *Cercopithecus*, einem von *Colobus* und einem von *Gorilla*. In einem Fall (*Cercopithecus cephus*) zeigen die M⁴ Höckerreduktionen (s. unter 6), bei den übrigen Schädeln sind die M⁴ ± normalhöckrig, sofern das Kronenrelief überhaupt sichtbar ist. — Daneben traten ein persistierender, überzähliger Pd₄ bei *Presbytis* und ein I³ (oder persistierender Id?) bei *Gorilla* auf.

3. Ein ursprüngliches Fehlen von Zähnen konnte in 6 (5) Schädeln festgestellt werden. Es handelt sich um die folgenden Fälle: 1 × beide I² bei *Hylobates moloch*, 1 × C₁ sin. bei *Cercopithecus nictitans*, 1 × beide P₄ bei *C. nictitans* (zwar im Zahnbogen fehlend, aber am unteren Rande des Dentale sichtbar), 1 × P³ sin. bei *C. nictitans*, 1 × P₄ sin. bei *C. cephus* mit Persistenz des Pd₄ sin., 1 × 3 M₃ bei *Cebus* sp. — Alle übrigen fehlenden Zähne in 8 Schädeln sind, soweit sich dies noch feststellen liess, intra vitam ausgefallen. (Auf die Schwierigkeiten der

Entscheidung zwischen ursprünglichem Fehlen und nachträglichem Verlust gingen wir in der Diskussion ein.) Fälle: $1 \times$ beide I^1 , $1 \times I^2$ dext. + P_3 sin., $1 \times I^1 + I^2$ (jeweils sin.) + M_1 sin., $1 \times$ alle $I^{sup.}$, $1 \times C^I$ sin., $1 \times P^4$ sin., 1 beide $P_3 + P^3$ sin. + P^4 sin. + beide M^1 , $1 \times M_1$ sin.

4. Fälle von Stellungsanomalien in 17 Schädeln betreffen vor allem leichte, selten auch stärkere Seitenverschiebungen und/oder Drehungen sowie Kippungen. Stärkste Verschiebungen: $1 \times$ beide P_4 bei *Cercopithecus* an den Unterrand des Dentale verlagert (siehe oben). Stärkste Drehung: 90° , d.h. Querstellung eines M_3 sin. bei *Colobus*. Interessantester Fall der Kippungen: Neigung der Krone eines P_4 sin. nach hinten unten bei *Pan* (Ursache war Platzmangel beim Durchbruch). Bei einem *Presbytis* ist der P_4 sin. labiad gedrängt, an seinem Platz in der Zahnreihe sitzt der Pd_4 . Insgesamt wurden 1 I, 15 P und 7 M von Stellungsanomalien betroffen.

5. An einem der 15 Schädel mit Höckerüberzahlen bei den M wurden (bei *Cercopithecus*) Paraconidreste, in den meisten anderen Fällen überzählige Höcker am Distalrand der M3 festgestellt (ein Hypoconulid oder Mesoconid wurde nicht als Anomalie angesehen). — Nur 1 Schädel (*Macaca irus*) weist überzählige Wangenhöcker („Tubercula paramolaria“) an 4 M auf. Sie liegen aber nicht am vorderen Aussenhöcker der betreffenden Zähne. — Überzählige Zungenhöcker („Tubercula Carabellii“) kommen bei Makaken so häufig vor, dass wir sie nicht zu den Anomalien rechnen können. — Ein M^2 von *Cercopithecus l'hoesti* wurde bereits von HILZHEIMER (1908) beschrieben. Bei einer Nachuntersuchung kamen wir zur Ansicht, dass dieser Zahn unvollkommen dreigespalten ist.

6. Die meisten Höckerunterzahlen im Molarenbereich betreffen M^3 . (Insgesamt fanden sich in 28 von 461 Schädeln Höckerunterzahlen.) Reduzierte M^3 zeigten sich entweder 3—4-höckrig oder 3-höckrig (Reduktion oder Fehlen des Metaconus). Eine weitergehende Rückbildung auf zwei Spitzen fanden wir bei einem M^3 von *Symphalangus syndactylus*, Kegelzähne (Einspitzigkeit) zählten wir im gesamten Material nur zwei (1 M^4 sin., 1 M_3 sin.; letzterer wurde von LAMPEL, 1963, kurz erwähnt). Die zuletzt übrigbleibende Spitze ist im OK = Paraconus, im UK = Protoconid.

7. Sonstige Reliefanomalien (3 Fälle) der M betreffen zusätzliche Leisten und Schmelzanomalien.

8. Im Kapitel 7 diskutieren wir unsere Befunde und vergleichen sie mit den Daten in der Literatur. Wir kommen dabei zu folgenden Schlüssen:

a. Distomolaren sind nicht als Atavismen aufzufassen. Sonstige überzählige Zähne können atavistische Bedeutung haben, wenn sie an Stellen stehen, an denen sie bei rezenten Formen im Normalfall fehlen, bei stammesgeschichtlichen Vorfahren aber auftraten. Jedoch muss auch in solchen Fällen durchaus nicht immer Atavismus vorliegen. Am wahrscheinlichsten ist Atavismus bei den I^3 (dies bezieht sich nur auf höhere Primaten!).

b. Zahnunterzahlen (wie auch Stellungsanomalien) im P-Bereich von Cercopithecoidea (und Hominoidea) sind durch die unregelmässige Durchbruchfolge der P zu erklären. Sie haben keine phylogenetische Bedeutung. Persistenz von Pd4 ist nicht als Stütze der BOLKSchen Hypothese von der Umwandlung der Pd4 der *Platyrrhina* in die M1 der *Catarrhina* anzusehen.

Bei Zahnunterzahlen im I-Bereich muss man mit der phylogenetischen Deutung vorsichtig sein, doch ist bei den Affen eine distomediade Reduktion ($I1+I2+I3 \rightarrow I1+I2 \rightarrow I1$) als gesichert anzusehen.

c. Die Reihenfolge von Höckerreduktionen ist nicht in allen Fällen Ausdruck für das phylogenetische Alter des betreffenden Höckers. Für Paraconus und Protoconid stimmt dies zwar, nicht aber für die „jüngeren“ Höcker. Im OK wird an den M³ (und M⁴) in der Regel der Metaconus vor dem Hypoconus reduziert, vielleicht infolge der exponierten Lage am hinteren Aussenrande des Zahnbogens. Für den UK s. BENNEJEANT (1936).

d. Alle zusätzlichen Höcker am labialen Rand der M sollten nur noch als „zusätzliche Labial- oder Wangenhöcker“ bezeichnet werden; der Begriff „Tubercula paramolaria“ ist zu unterdrücken, da ihm eine zu grosse Unsicherheit anhaftet. So ist es unklar, ob man ihn sensu stricto (= sensu BOLK) oder sensu lato (= sensu BENNEJEANT) anwenden soll, und ob man auch die „Grübchenhöcker“ bzw. „interstitiellen Höcker“ DE TERRAS hier mit einbeziehen soll. Ebenso sollten alle zusätzlichen Höcker am lingualen Rand neutral als „zusätzliche Lingual- oder Zungenhöcker“ bezeichnet werden. Der Name „Tubercula Carabelli(i)“ ist zu streichen, da er von verschiedenen Autoren für unterschiedliche Gebilde verwandt wurde (sensu lato oder sensu stricto).

SUMMARY

1. The paper deals with dental anomalies of Anthropeoidea (= Simiae). Additional or missing teeth, irregularities in position of teeth or in the number of cusps (especially additional, lacking or displaced dental cusps) were considered anomalies. Among 20 skulls from 6 genera of New World monkeys (table 1, p. 87) we found one anomaly; 461 skulls or photographs of skull bases of 13 genera of Cercopithecoidea, Hylobatidae, and Pongidae (Table 2, p. 90) showed 73 anomalies (56 from 396 cercopithecoid skulls).

2. Two Guenon, one *Colobus*, and one *Gorilla* skulls bore anomalous distomolars (M⁴). Both M⁴ in one skull (*Cercopithecus cephus*) showed cusp reduction; in the three other skulls the M⁴ contained the normal number of cusps (not fully ascertained in the *Gorilla*). Aside from the M⁴, a Pd persisted in *Presbytis*, and an additional I³ (or persisting Id ?) occurred in the *Gorilla*.

3. An original lack of teeth was found in 6 (5) skulls: Both I^2 in *Hylobates moloch*, one inferior C sin. in *Cercopithecus nictitans*, one P^3 sin. in *C. nictitans*, both P_4 in a *C. nictitans* (whose P_4 were simply transferred to the lower outer margin of the jaw), one P_4 sin. in a *Cercopithecus cephus* with a persisting Pd_4 , three M3 in a *Cebus* sp. The missing teeth in the remaining 8 skulls were most probably lost intra vitam: Both I^1 ; I^2 dext. + P_3 sin.; I^1 + I^2 sin. + M_1 sin., all $I^{sup.}$; C^1 sin.; P^4 sin.; both P_3 + P^3 sin. + P^4 sin. + both M^1 ; and one M_1 sin.

4. The anomalous tooth positions in 17 skulls are mostly small lateral shifts or/and rotations and a few inclinations. The most strongly shifted P_4 of a Guenon were displaced to the lower margins of the lower jaws (case listed above). The strongest rotation of 90° led to a transverse position of an M_3 in a *Colobus* monkey. The severest inclination due to lack of space during eruption (crowding) was found in a Chimpanzee's P_4 which was partly covered by the adjacent M_1 . One P_4 in a *Presbytis* was displaced to the margin of the jaw, while its predecessor Pd_4 persisted.

In summary, 1 I, 15 P, and 7 M were affected by irregularities in their position.

5. In one of 15 skulls showing additional cusps on the molars, the remnants of a paraconid were present (in a *Cercopithecus*). Most of the remaining cases were additional cusps on the distal margins of M3 (a hypoconulid or mesoconid is not regarded an anomaly). One skull of a *Macaca irus* had additional cusps ("Tubercula paramolaria") on the labial (= buccal) aspect of four molars; but they were not placed alongside the paracone. Additional lingual cusps ("Tubercula Carabellii") are so common in the dentition of Macaques that they cannot be considered anomalies (see table 7). A special case concerning the M^2 of a *Cercopithecus l'hoesti* was described by HILZHEIMER in 1908. Our reexamination proved this tooth to be incompletely fissured in three (tripartite).

6. Numerical reductions of cusps in molar teeth were found in 28 of 461 skulls. Most of these reductions affected the M^3 . The M^3 with a reduced number of cusps were of the 3—4-cusps-type or of the 3-cusps-type (metacone vestigial or absent). A further reduction to two cusps was found only once in an M^3 of *Symphalangus syndactylus*. Cone-shaped molars (one-cusped) were found twice, one M^4 sin. and one M_3 sin.; the latter was already mentioned by LAMPEL (1963). In the upper jaw the last cusp to be present is the paracone, in the lower one the protoconid.

7. Three other anomalies of molar relief involved additional crests or enamel defects.

8. In chapter 7 our results are discussed and compared with those described by previous workers. Our conclusions are as follows:

a. The presence of distomolars is not to be considered an atavistic trait. The occurrence of other additional teeth may be called atavistic, if they appear in places of phylogenetic antecedents which "normally" are missing in recent

forms. However, not all of these cases must be atavistic; the appearance of I³ most probably is atavistic (in higher primates).

b. Missing or abnormally placed premolars are of frequent occurrence. This is due to their irregular succession of eruption. It does not have any phylogenetic implications. Therefore, the occasional persistence of Pd4 does not support BOLK's hypothesis, the Pd4 of the Platyrrhines to be the homologa to the M1 of the Catarrhines. Deductions about which incisor became reduced during phylogeny must be drawn very carefully, as more than one way of reduction is possible. Among the anthropoids (= Simiae) the reduction runs distomedial, the suppressed incisor being the I3 ($I1 + I2 + I3 \rightarrow I1 + I2 \rightarrow I1$).

c. The succession of cusp reduction in the molars is not always inversely correlated with the phylogenetic age of the cusp involved. Paracone and protoconid are the last ones to be affected. Among the other cusps, however, the phylogenetically "youngest" ones are not always reduced first. In the upper jaw on the M³ (and M⁴) the metacone disappears before the hypocone. This may be due to its exposed situation at the end of the dental arch. The cusp reduction in the lower molars was discussed by BENNEJEANT (1936).

d. All additional cusps on the labial aspect of the molars should be termed "additional labial cusps". The term "Tubercula paramolaria" should no longer be used, as there is (1) a great inconsistency in the literature (it is unclear if it should be used in a restricted sense as BOLK did or in the broad sense used by BENNEJEANT), and (2) it is uncertain whether DE TERRAS' "Grübchenhöcker" or "interstitial cusplets" should be included as homologa. Likewise, all additional cusps on the lingual aspect should be called "additional lingual cusps". The term "Tubercula Carabelli(i)" should be discarded, as different authors disagree on its use and apply it to different formations (*sensu stricto* or *sensu lato*).

RÉSUMÉ

1. Cet ouvrage traite d'anomalies dentaires chez les singes. Sur 20 crânes de singes du Nouveau Monde, on en trouve une, et sur 461 crânes ou photos de base crânienne de singes du Vieux Monde, 73. En ce qui concerne les Cercopithecoidea (396 crânes ou photos de base crânienne), on en dénombre 56.

Ont été prises en considération les anomalies suivantes: dents en surnombre ou manquantes, anomalies de position remarquables, anomalies de relief (en particulier cuspidales surnuméraires ou absentes).

2. Des distomolaires supplémentaires (M4) ont été trouvées dans 4 crânes: 2 d'entre eux proviennent du genre *Cercopithecus*, un du genre *Colobus*, un de *Gorilla*. Dans un crâne (*Cercopithecus cephus*), les M4 (apparaissant ici seulement

comme M⁴) présentent une réduction des cuspides (cf. alinéa 6). Dans les autres crânes, les M⁴ ont des cuspides \pm normales, pour autant que le relief de la couronne soit visible.

Outre les M⁴ supplémentaires, notre matériel comporte une Pd⁴ surnuméraire persistante chez *Presbytis*, ainsi qu'une I³ (ou Id ?) surnuméraire chez *Gorilla*.

3. Une « absence originale » de dents a pu être constatée dans 6 (5) crânes. Il s'agit là des cas suivants: 1 \times les deux I² chez *Hylobates moloch*, 1 C₁ sin. chez *Cercopithecus nictitans*, 1 P₄ sin. chez *Cercopithecus cephus* avec persistance simultanée de la Pd₄ sin., 1 \times les deux P₄ chez *Cercopithecus nictitans* (ces P₄ manquent toutefois dans l'arcade dentaire, mais elles sont visibles au bord inféro-extérieur du dental; ce cas est en outre un bel exemple d'anomalies de position sans échange de place), 1 P³ sin. chez *Cercopithecus nictitans*, 1 \times 3 M³ chez *Cebus* sp.

Toutes les autres dents manquantes (dans 8 crânes) sont, pour autant que cela ait pu être constaté, définies comme pertes intra vitam (dans le chapitre 7, discussion, on attire l'attention sur la difficulté qui existe pour la décision « absence originale » ou « perte intra vitam »):

1 \times les deux I¹, 1 \times I² dext. + P₃ sin., 1 \times I¹ + I² unilatéral + M₁ sin., 1 \times toutes les I sup., 1 C¹ sin., 1 P⁴ sin., 1 \times les deux P₃ + P³ sin. + P⁴ sin. + les deux M¹, 1 M₁ sin.

4. Des cas d'anomalies de position se rapportent (dans 17 crânes) surtout à des déplacements latéraux légers, rarement assez importants, et/ou bien à des rotations ainsi qu'à des inclinaisons. Le déplacement le plus important: 1 \times les deux P₄ chez *Cercopithecus* déplacées au bord inférieur du dental (même cas comme dans alinéa 3 du résumé). La rotation la plus forte: 90° = position transversale d'une M₃ chez *Colobus*. Le cas le plus intéressant d'inclinaison: Inclinaison vers l'arrière en bas de la couronne d'une P₄ chez *Pan* en raison de manque de place lors de l'éruption. Il faut mentionner spécialement le cas suivant: déplacement d'une P₄ de *Presbytis* vers le bord de la mâchoire, combiné avec la persistance simultanée de la Pd₄ en question.

Ont été touchées par des anomalies de position au total: 1 I, 15 P, 7 M.

5. Dans l'un des 15 crânes ayant des cuspides supplémentaires aux molaires, on constate (chez *Cercopithecus*) la présence de restes du paracônide, dans la majorité des autres cas des cuspides supplémentaires au bord distal des M³ (on ne compte pas comme anomalie l'hypocônulide ou mésocônide). Un seul crâne (*Macaca irus*) présente des tubercules labiaux supplémentaires (« Tubercula paramolaria »). Mais ceux-ci ne se trouvent toutefois pas reliés à la cuspide extéro-antérieure des dents concernées.

Des tubercules linguaux supplémentaires (« Tubercula Carabellii ») existent si souvent chez les macaques, que nous ne les considérons pas comme anomalies. Nous en donnons quand même, au tableau 7, une vue d'ensemble.

On doit mentionner comme cas particulier une M^2 de *Cercopithecus l'hoesti*, déjà décrite par HILZHEIMER (1908) et recontrôlée par nous-mêmes. Nous avons conclu que cette dent est fendue incomplètement en trois parties.

6. La plupart des molaires ayant un nombre incomplet de cuspides sont des M^3 . Au total on a trouvé des cuspides manquantes dans 28 crânes. Des M^3 réduites ont soit 3-4, soit 3 cuspides (réduction ou manque du métacône). Nous avons trouvé une réduction plus importante, portant sur 2 pointes chez une M^3 de *Symphalangus syndactylus*. Nous n'avons dénombré parmi le matériel complet que 2 molaires unicuspidées (1 M^4 sin., 1 M^3 sin., la dernière déjà brièvement mentionnée chez LAMPEL, 1963). A la mâchoire supérieure, la seule pointe est le paracône, à la mâchoire inférieure, le protocônide.

7. D'autres anomalies de relief (3 cas) des M concernent des anomalies de crêtes et de l'émail.

8. Au chapitre 7 nous discutons nos résultats et nous les comparons avec les données de la littérature. Nous aboutissons ainsi aux conclusions générales suivantes:

a. Les distomolaires ne doivent pas être considérées comme atavismes. Quant aux autres dents supplémentaires, nous estimons qu'un atavisme est possible, si elles se trouvent à des emplacements où elles manquent normalement chez les formes récentes, apparaissant cependant chez des ancêtres phylogénétiques. Toutefois, dans ces cas-là, il ne s'agit pas forcément d'atavisme; c'est chez des I3 que celui-ci est le plus probable.

b. Des nombres inférieurs à la normale ainsi que les anomalies de position dans la région des P des Cercopithecoidea (et Hominoidea) s'expliquent par le dérèglement de leurs éruptions. Ils n'ont pas de signification phylogénétique. On ne doit pas considérer les persurances des Pd4 comme appui à l'hypothèse de BOLK sur la transformation des Pd4 des Platyrrhina en M1 des Catarrhina.

En ce qui concerne les déficiences des I, la prudence est recommandée quant à l'interprétation phylogénétique. Chez les singes, une réduction distomédiade doit toutefois être considérée comme assurée ($I\ 1 + I\ 2 + I\ 3 \rightarrow I\ 1 + I\ 2 \rightarrow I\ 1$).

c. La suite des réductions de cuspides n'est pas dans tous les cas l'expression de l'âge phylogénétique des cuspides concernées. Cela est valable pour le paracône ou le protocônide mais pas pour les cuspides « plus jeunes ». Nous avons constaté que dans la mâchoire supérieure sur les M^3 (et M^4) — sans doute par suite de la

position extrême à l'arrière du bord extérieur de l'arc dentaire — le métacône en général est réduit avant l'hypocône. (Pour la mâchoire inférieure, voir BENNEJEANT, 1936).

d. Tous les tubercules supplémentaires du bord labial devraient uniquement être définis comme « tubercules labiaux ou jugaux supplémentaires ». La notion de « Tubercula paramolaria » doit être abandonnée, étant donné qu'elle est loin d'être sûre, et qu'il n'est pas clair que l'on doive l'employer « sensu stricto » (= sensu BOLK) ou « sensu lato » (= sensu BENNEJEANT) et que l'on doive aussi y inclure les « Grübchenhöcker » (tubercules situés dans les fossettes) ou « tubercules interstitiels » de DE TERRA. Tous les tubercules supplémentaires au bord lingual devraient uniquement être définis comme « tubercules linguaux supplémentaires ». La notion « Tubercula Carabelli(i) » doit être abandonnée étant donné qu'elle est employée par différents auteurs pour des formations variées (sensu stricto ou sensu lato).

LITERATUR

* Nicht im Original eingesehen bzw. nicht zugänglich.

- * ADLOFF, P. 1908. Das Gebiss des Menschen und der Anthropomorphen. *Springer, Berlin*.
- ADLOFF, P. 1911. Über die Phylogese des Primatengebisses und das Zukunftsgebiss des Menschen. *Z. Morph. Anthropol.* 13: 505-532.
- ADLOFF, P. 1912. Noch einmal die Bolk'sche Hypothese und die Differenzierung des Primatengebisses. *Z. Morph. Anthropol.* 15: 381-400, Taf. 10-12.
- ADLOFF, P. 1927. Das Gebiss des Menschen und der Anthropoiden und das Abstammungsproblem. *Z. Morph. Anthropol.* 26: 431-449.
- ADLOFF, P. 1931. Über den Ursprung des Menschen im Lichte der Gebissforschung. *Schr. Königsb. gelehrt. Ges. naturw. Kl.* 8 (6): 299-312, 2 Taf.
- ADLOFF, P. 1934. Das Tuberculum molare des ersten Milchmolaren und die Tubercula paramolaria der Molaren des Menschen nebst einigen Bemerkungen zur Abstammungsfrage. *Anat. Anz.* 78: 342-351.
- AEBY, CH. 1880. Referate über: Systematische Anatomie; Splanchnologie. Darmorgane. C. Zähne. *Jber. Fortschr. Anat. Physiol.* 8 (Literatur, 1879). Abt. I: Anatomie und Entwicklungsgeschichte.
- ANGST, R. und G. STORCH. 1967. Bemerkungen über den Schädel des Gorilla Abraham aus dem Frankfurter Zoologischen Garten. *Natur Mus., Frankf.* 97 (10): 417-420.
- BATESON, W. 1892. On numerical variation in teeth, with a discussion of the conception of homology. *Proc. zool. Soc. Lond.* 102-115.
- BATESON, W. 1894. Materials for the study of variation, treated with especial regard to discontinuity in the origin of species. *Macmillan, London and New York*.
- BATUJEFF, N. 1896. Carabelli's Höckerchen und andere unbeständige Höcker der oberen Mahlzähne bei dem Menschen und den Affen. *Bull. Acad. imp. Sci. St. Petersb.* 5: 93-109.

- BAUME, R. 1882. Odontologische Forschungen. Versuch einer Entwicklungsgeschichte des Gebisses. *Leipzig*.
- BEAUX, O. DE. 1921. Considerazioni di morfologia su di un cranio patologico di amadriade (*Hamadryas hamadryas* L.). *Atti Soc. ligust. Sci. nat. geogr.* 32: 75-90, 1 tav.
- BEAUX, O. DE. 1923. A proposito di un cranio di *Theropithecus* ♀. *G. Morf. Uomo Primati* 4: 24-29.
- BENNEJEANT, CH. 1935. Les variations dentaires numériques et la réduction dentaire progressive chez les primates. *Odontologie* 73: 443-459, 520-526, 553-581, 630-651.
- BENNEJEANT, CH. 1936. Anomalies et variations dentaires chez les primates. *Arvernia biol.* 16: 1-258.
- BENNEJEANT, W. 1954. Les anomalies dentaires numériques des primates. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, sér. 10, 5: 154-197.
- BERWERTH, F. H. 1914. Über Vermehrung und Verminderung des Gebisses bei den Primaten. *Mitt. anthrop. Ges. Wien* 44: 152-164.
- BISCHOFF, TH. L. W. 1867a. Über die Verschiedenheit in der Schädelbildung des Gorilla, Schimpanse und Orang, vorzüglich nach Geschlecht und Alter. 94 pp., 22 Taf. *München*.
- BISCHOFF, TH. L. W. 1867b. Über zwei weitere ihm von Paris zugesandte männliche Chimpansé-Schädel. *Sber. bayer. Akad. Wiss.* 1: 283-293.
- BISCHOFF, TH. L. W. 1867c. Über einen im Besitze des Dr. Auzoux, Verfertiger plastisch-anatomischer Präparate in Paris, befindlichen Gorilla- und einen im Naturhistorischen Museum zu Brüssel befindlichen weiblichen Chimpansé-Schädel mit sechs Backenzähnen. *Sber. bayer. Akad. Wiss.* 1: 444-449.
- BLAINVILLE, H. DE. 1837. Sur quelques anomalies du système dentaire dans les mammifères. *Annls. fr. Anat.* 1: 285-314.
- BLUNTSCHLI, H. 1911a. Das Platyrrhinengebiss und die Bolksche Hypothese von der Stammesgeschichte des Primatengebisses. *Anat. Anz.* 38, Ergänzungsheft; 120-136.
- BLUNTSCHLI, H. 1911b. Zur Phylogenie des Gebisses der Primaten mit Ausblick auf jenes der Säugetiere überhaupt. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 56: 351-392.
- BLUNTSCHLI, H. 1931. Die Gebiss- und Zahntheorien von Louis Bolk. *Fortschr. Zahnheilk.* 7: 1-47.
- BLUNTSCHLI, H. und H. SCHREIBER. 1930. Zur Morphologie der Anthropomorphenmolaren. *Fortschr. Zahnheilk.* 6: 14-27.
- BOLK, L. 1911a. Über die Phylogenese des Primatengebisses und das Zukunftsgebiss des Menschen. *Z. Morph. Anthropol.* 13: 31-56, Taf. 1.
- BOLK, L. 1911b. Nachtrag zu meiner Abhandlung: Über die Phylogenese des Primatengebisses und das Zukunftsgebiss des Menschen. *Z. Morph. Anthropol.* 13: 343-346.
- BOLK, L. 1913. Odontologische Studien I: Die Ontogenie der Primatenzähne. Versuch einer Lösung der Gebissprobleme. VII+122 pp., 2 Taf. *Fischer, Jena*.
- BOLK, L. 1914. Odontologische Studien II: Die Morphogenie der Primatenzähne. Eine weitere Begründung und Ausarbeitung der Dimertheorie. VIII+181 pp., 3 Taf. *Fischer, Jena*.
- BRANCO, W. VON. 1898. Die menschenähnlichen Zähne aus dem Bohnerz der Schwäbischen Alb. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.* 54: 1-144.

- BRÜHL, C. B. 1856. Zur Kenntnis des Orangkopfes und der Orangarten. VI+27 pp., 2 Taf. *Selbstverlag* des Verfassers, *Wien*, in Commission bei F. A. Brockhaus, *Leipzig*, dann 1887 bei R. Friedländer, *Berlin*.
- BUSCH, F. 1886-1887. Die Überzahl und Unterzahl an den Zähnen des menschlichen Gebisses mit Einschluss der sogenannten Dentitio tertia. *Dt. Mschr. Zahnheilk.* 4: 447-464; 5: 8-20.
- CAMERANO, L. 1896. Di un cranio di *Cercopithecus ruber* E. Geoffr. con dentatura anomala. *Boll. Mus. Zool Anat. comp. R. Univ. Torino* 11 (251): 1-3.
- CARABELLI, J. 1842. Systematisches Handbuch der Zahnheilkunde. Band 2. *Wien*.
- CARUS, J. W. 1898. Über eine Anomalie im Gebisse des Orangutans. *Ber. Verh. sächs. Akad. Wiss., Math.-Phys. Cl.* 50: 32-37.
- CHAIINE, J. 1926. Molaire surnuméraire chez un Gorille. *Act. Soc. linn. Bordeaux* 78: 127-128.
- COLYER, J. F. 1919. Variations in position of the teeth in New World monkeys. *Proc. R. Soc. Med.* 12: 39-54.
- COLYER, J. F. 1929. Variations and abnormalities in the position of the teeth in *Erythrocebus*, the Patas Monkey. *Proc. R. Soc. Med.* 22: 237-242.
- COLYER, J. F. 1936. Variations and diseases of the teeth of the animals. VIII+750 pp. *John Bale, Sons and Danielsson, London*.
- COPE, E. D. 1874. On the homologies and origin of the types of molar teeth of Mammalia Educabilia. *J. Acad. nat. Sci. Philad.* ser. 2, 8: 71-89.
- DUVERNOY, X. 1855. Des caractères anatomiques des grands singes pseudo-anthropomorphes. *Arch. Mus. Hist. nat. Paris* 8: 1-248, pls. I-XVI.
- ECKARDT, H. 1930. Vergleichende morphologische Studien an den Molaren des Orangutan und des Gibbon. *Z. Morph. Anthropol.* 27: 225-350.
- ECKERMANN, R. 1908. Das Eckzahnproblem und die Prämolaren-Wanderung. *Dt. Mschr. Zahnheilk.* 26: 898-927.
- FABIAN, H. 1926. Beitrag zu dem Problem der überzähligen Wangenhöcker. *Anat. Anz.* 61: 209-224.
- FETZER, CH. 1925. Zahnkrankheiten bei wildlebenden Schimpansen. *Jber. Ver. Naturk. Nassau.* 77: 13-21, Taf. II.
- FIEDLER, W. 1956. Übersicht über das System der Primaten. In: *Primatologia, Handbuch der Primatenkunde*, Band 1: 1-266. *Karger, Basel/New York*.
- FREEDMAN, L. 1963. A biometric study of *Papio cynocephalus* skulls from Northern Rhodesia and Nyasaland. *J. Mammal.* 44 (1): 24-43.
- FUCHS, H. L. 1921. Zur Stammesgeschichte des Primatengebisses. *Dt. Mschr. Zahnheilk.* 39: 669-671.
- GAN, J. K. 1942. Présence d'une prémolaire supérieure vestigiale chez un gorille (*Gorilla gorilla* Wyman). *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Sér.* 9, 3: 61.
- * GEOFFROY SAINT-HILAIRE, I. 1838. Anomalies du système dentaire. *Paris*.
- GERVAIS, P. 1874. Dents surnuméraires observées chez un gorille. *J. Zool., Paris.* 3: 164-166.
- GIDLEY, J. W. 1906. Evidence bearing on tooth cusp development. *Proc. Wash. Acad. Sci.* 8.
- GIEBEL, CH. G. 1855. Odontographie. Vergleichende Darstellung des Zahnsystems der lebenden und fossilen Wirbelthiere. XX+129, 52 Taf. *A. Abel. Leipzig*.
- GREGORY, W. K. 1922. The origin and evolution of the human dentition. *Williams and Wilkins Comp., Baltimore*.

- GREMJAZKIJ, M. A. 1928. [De quelques anomalies du système dentaire des Primates supérieurs et leur signification phylogénétique]. *Russk. antrop. Zh.* 16 (3-4): 24-36. (Russisch, französisches Résumé).
- GRUBER-THALMANN, G. 1932. Gorillaschädel vom Likouala. (Kollektion Weidholz). *Annln. naturh. Mus. Wien* 46: 165-183.
- HARTMANN, R. 1880. Der Gorilla. Zoologisch-zootomische Untersuchungen. II+160 pp., XXI Taf. *Veit & Co., Leipzig*.
- HENSEL, R. 1879. Über Homologien und Varietäten in den Zahnformeln einiger Säugethiere. *Morph. Jb.* 5 (4): 529-561.
- HILL, W. C. O. 1957. Primates. Comparative anatomy and taxonomy III. Pithecoidea Platyrrhini (Families Hapalidae and Callimiconidae). XIX+354 pp., 27 pls. *Edinburgh Univ. Press*.
- HILL, W. C. O. 1960. desgl. IV. Cebidae Part A. XXII+523 pp., 26 pls., 9 maps.
- HILL, W. C. O. 1962. desgl. V. Cebidae Part B. 21+537 pp., 31 pls., 3 maps.
- HILL, W. C. O. 1966. desgl. VI. Catarrhini Cercopithecoidea Cercopithecinae. XXIII+757 pp., 47 pls., 2 colour pls., 19 maps.
- HILZHEIMER, M. 1908. Einige Zahnanomalien wilder Tiere. *Anat. Anz.* 32: 442-445.
- HOLDING, R. E. 1906. Exhibition of, and remarks upon, specimens, illustrating anomalies and variations in the teeth of certain animals. *Proc. zool. Soc. Lond.* 233-234.
- HOPWOOD, A. T. 1933. Notes on some anomalous gibbon skulls. *J. Anat.* 67: 475-479.
- HRDLÍČKA, A. 1907. Anatomical observations on a collection of orang skulls from Western Borneo, with a bibliography. *Proc. U. S. natn. Mus.* 31: 539-568.
- HÜBNER, O. 1930. Überzählige Zähne bei Anthropomorphen. *Z. Stomat.* 28: 397-408.
- HUMPHRY, G. M. 1874. Depressions in the parietal bones of an orang and in man—supernumerary molars in orang. *J. Anat.* 8: 136-141, pl. VII.
- JONGE, TH. E. DE. 1960a. Het tuberculum Carabelli bij de onderkaaksmolares. *Tijdschr. Tandheelk.* 67 (11): 743-761.
- JONGE, TH. E. DE. 1960b. Analyse der Prämolarisierung des dritten oberen Molaren. *Anat. Anz.* 108: 38-52.
- JONGE, TH. E. DE. 1961. Atypische Strukturvereinfachungen der oberen molares. *Anat. Anz.* 109 (2): 174-191.
- KÄLIN, J. 1962. Über *Moeripithecus markgrafi* Schlosser und die phyletischen Vorstufen der Bilophodontie der Cercopithecoidea. *Biblthca primatol.* 1: 32-42.
- KEUCHENIUS, P. E. 1917. Tooth anomalies of an orang-utan. *Contr. Faune Indes néerl.* 1 (3): 302-304.
- KIRCHNER, G. A. CH. 1895. Der Schädel des *Hylobates concolor*, sein Variationskreis und Zahnbau. 55 pp., 3 Taf. *Phil. Diss. Erlangen. Berlin*.
- KLUGE, R. 1950. Über Vorkommen und Frequenz überzähliger Zähne bei den anthropoiden Affen. 57 pp., 6 Tab., 2 Taf., 5 S. Lit. *Med.-dent. Diss. Greifswald*. (Maschinenschrift).
- KLUGE, R. 1954. Über Vorkommen und Frequenz überzähliger Zähne bei den anthropoiden Affen mit besonderer Berücksichtigung der „Distomolaren“ im Sinne Bolks. *Wiss. Z. Univ. Greifswald* 3 (6/7): 533-556.
- KUHN, H.-J. 1963. Ein angeborener Unterkiefer-Defekt bei *Procolobus badius badius* (Kerr, 1792). *Folia primatol.* 1: 172-177.
- KUNSTLER, J. et J. CHAINE. 1906. Variations des formules dentaires chez les primates. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* 60: 99-101.

- LAMPEL, G. 1963. Variationsstatistische und morphologische Untersuchungen am Gebiss der Cercopithecinen. *Acta anat. Suppl.* 45 = 3 ad. vol. 49 (1962), 122 pp.
- LESSONA, M. 1877. Caso di anomalia nella dentatura di un *Hylobates leuciscus* Kuhl. *Atti Accad. Sci. Torino.* 12: 326-328, tav. VI.
- LÖNNBERG, E. 1917. Mammals collected in Central Africa by Captain E. Arrhenius. *K. svenska Vetensk. Akad. Handl.*, N.F. 58 (2): 1-110, 12 pls.
- LÖNNBERG, E. 1931. The homologies of the incisors of the higher primates in the light of some „anomalies“ in the dentition of gibbons. *Ark. Zool.* 22A (6): 1-6.
- LOSSEN, H. und R. N. WEGNER. 1937. Der Einfluss vorzeitiger Sinusbildung auf die Verlagerung von Zahnsäckchen bei den Anthropoiden. *Dt. Zahn-, Mund- u. Kieferheilk.* 4 (2): 756-763.
- LOTH, E. 1911. Kilka waryacyj uzebieienia u malr. *Spraw. posied. Tow. Nauk. Warsz.* 4 (9): 127-132. (Polnisch, mit deutscher Zus.-fass.).
- LUCAS, F. A. 1881. The species of orangs. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.* 228-232.
- MAGGI, L. 1891. Sopra una diminuzione numerica dei denti nell'orango (*Satyrus orang*). *Rc. Ist. lomb. Sci. Lett.*, Ser. 2, 24: 586-593, tav. 4.
- MAGITOT, E. 1869. L'homme et les singes anthropomorphes. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris.* 4: 113-145.
- MAGITOT, E. 1877. Traité des anomalies du système dentaire chez l'homme et les mammifères. 303 pp., 20 pls. *Paris*.
- MARTINI, L. 1877. A case of anomalous dentition in a monkey. *Br. J. Dental Sci. Prosthet.* 20: 661-662.
- MIJSBERG, W. A. 1931. Überzählige Milchmolaren und Prämolaren im Gebiss des Siamangs und des Menschen. *Z. Anat. EntwGesch.* 96: 98-118.
- NAKAJIMA, T. 1939. [Ein verschmolzener Milchzahn bei einem Affen.] *Jap. J. med. Sci., I. Anat.* 7: 213-214. Original * japanisch in: *Kokubyo Gk. Z.* 11: 170-172 (1937).
- NEUVILLE, H. 1917. Anomalies des incisives observées sur un gorille. *Anthropologie* 28: 257-262.
- NEUVILLE, H. 1936. Ectopies dentaires de gorille et d'orang-outan. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, sér. 2, 8: 225-232.
- OPPENHEIM, S. 1911. Zur Typologie des Primatencraniums. *Z. Morph. Anthropol.* 14: 1-204.
- OSBORN, H. F. 1907. Evolution of mammalian molar teeth to and from the triangular type. *Macmillan, London*.
- OWEN, R. 1840-1845. Odontography; or, a treatise on the comparative anatomy of the teeth; their physiological relations, mode of development and microscopic structure, in the vertebrate animals. I. Text: XIX + LXXV + 655 pp. II. Atlas: XXXVII pp. + 168 pls. *H. Baillière, London*.
- * OWEN, R. 1853. Descriptive catalogue of the osteological series in the Hunterian Museum (Royal College of Surgeons). *London*.
- PETERS, W. 1872. Schädel eines weiblichen Orang-Utang aus Borneo mit 6 statt 5 Backenzähnen. Demonstration. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin*: 76.
- RAMME, W. 1915. Zwei Gebissunregelmässigkeiten bei amerikanischen Affen. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin.* 392-394.
- RANDALL, F. E. 1943/44. The skeletal and dental development and variability of the gorilla. *Hum. Biol.* 15: 236-254, 307-337; 16: 23-76.

- REGNAULT, F. 1893. Des malformations dentaires chez le singe. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* : 931-934.
- REMANE, A. 1921. Beiträge zur Morphologie des Anthropoidengebisses. *Arch. Naturgesch.*, Abt. A, 87 (11): 1-179.
- REMANE, A. 1926. Eine seltsame Gebissanomalie bei einem Stummelaffen. *Z. Säugetierk.* 1: 114-120, Taf. V.
- REMANE, A. 1927. Zur Messtechnik der Primatenzähne. In: ABDERHALDEN (Herausgeber): *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden* 7 (3): 609-635. *Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien.*
- RIETHE, P. 1955. Zur Phylogenie des Primatengebisses. Untersuchungen über das Vorkommen vierter Molaren im Primatenstamm. *Beitr. Anthrop., Inst. menschl. Stammesgesch. Biotypol. Univ. Mainz*, 3: 1-77.
- RODE, P. et L. SOLAS. 1946. Un crâne de gorille à 36 dents. *Odontologie* 84 (7/8): 164-167.
- RUCH, T. C. 1941. *Bibliographia primatologica*. Charles C. Thomas, Springfield, Ill., and Baltimore.
- SCHULTZ, A. H. 1925. Studies on the evolution of human teeth. *Dent. Cosmos* 47 (10): 935-947; (11): 1053-1063.
- SCHULTZ, A. H. 1933. Observations on the growth, classification and evolutionary specialization of gibbons and siamangs. *Hum. Biol.* 5: 212-255, 385-428.
- SCHULTZ, A. H. 1935. Eruption and decay of the permanent teeth in primates. *Am. J. phys. Anthrop.* 19: 489-581.
- SCHULTZ, A. H. 1941. Growth and development of the orang-utan. *Contr. Embryol.* 29 (182); *Carnegie Instn. Washington Publ.* 525: 57-110, 1 pl.
- SCHULTZ, A. H. 1942. Growth and development of the proboscis monkey. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 89: 279-314, 4 pls.
- SCHULTZ, A. H. 1944. Age changes and variability in gibbons. *Am. J. phys. Anthrop.* N.S. 2: 1-129.
- SCHULTZ, A. H. 1950. Morphological observations on gorillas. In: *The anatomy of the gorilla*. The Henry Cushier Raven Memorial Volume: 227-254+pls. *Columbia Univ. Press, New York.*
- SCHULTZ, A. H. 1956. The occurrence and frequency of pathological and teratological conditions and of twinning among non-human primates. In: *Primatologia*, hrsg. von H. Hofer, A. H. Schultz und D. Starck. 1: 965-1014. *Karger, Basel and New York.*
- SCHULTZ, A. H. 1958. Cranial and dental variability in *Colobus* monkeys. *Proc. zool. Soc. Lond.* 130: 79-105.
- SCHULTZ, A. H. 1960. Age changes and variability in the skulls and teeth of the Central American monkeys *Alouatta*, *Cebus* and *Ateles*. *Proc. zool. Soc. Lond.* 133 (3): 337-390, 3 pls.
- SCHULTZ, A. H. 1964. A gorilla with exceptionally large teeth and supernumerary premolars. *Folia primatol.* 2: 149-160.
- SCHWARZ, E. 1930. Der fehlende Schneidezahn der Primaten. *Zool. Anz.* 89: 36-38.
- SEIDNER, S. 1930. Fall eines überzähligen, mit dem rechten oberen Sapiens verwachsenen Zahnes. *Z. Stomat.* 28: 635-637.
- SELENKA, E. 1896. Die Rassen und der Zahnwechsel des Orang-Utan. *Sber. preuss. Akad. Wiss.* 381-392.
- SELENKA, E. 1898. Menschenaffen (Anthropomorphae). Studien über Entwicklung und Schädelbau. Erste Lieferung: Rassen, Schädel und Bezeichnung des Orangutan. (= Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere, ed.

von Emil Selenka, Heft VI): 1-92, C. W. Kreidel, Wiesbaden.

- SFLENKA, E. 1899 desgl. Zweite Lieferung: II. Kapitel: Schädel des Gorilla und Schimpanse. III. Kapitel: Entwicklung des Gibbon. (*Hylobates* und *Siamanga*) (= Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere, ed. von Emil Selenka. VII. und VIII. Heft): 93-172, 10 Taf. C. W. Kreidel, Wiesbaden.
- SHAW, J. C. M. 1927. Four cases of fourth molar teeth in South African baboons. *J. Anat.* 62 (1): 79-85, pl. 1.
- SIFFRE, A. 1909. Présence sur une mandibule de gorille d'une 4^e molaire. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, sér. 5, 10: 81-82.
- SMITH, G. E. 1902. Note on the presence of an extra pair of molar teeth in a *Lemur fulvus*. *Proc. zool. Soc. Lond.* part 2: 61-62.
- TERRA, M. DE. 1905. Beiträge zu einer Odontographie der Menschenrassen. IV+302 pp., *Phil. Diss. Zürich, Parnich i. M.*
- * TERRA, P. DE. 1911. Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. *Fischer, Jena.*
- THENIUS, E. und H. HOFER. 1960. Stammesgeschichte der Säugetiere. VI+322 pp., *Berlin.*
- TOMES, CH. S. 1897. Partial suppression of teeth in a very hairy monkey (*Colobus caudatus*). *Trans. odont. Soc. Gt. Br.* 30: 30-36, 3 pls.
- TRAIN, P. 1934. Über Gebissuntersuchungen an Anthropomorphen mit einem Ausblick auf die zukünftige Gestaltung des menschlichen Gebisses. 17 pp. *Med.-dent. Diss. Leipzig.*
- VALLOIS, H. V. 1925. Molaire surnuméraire chez un gorille. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 53: 142-153.
- VORUZ, C. 1970. Origine des dents bilophodontes des Cercopithecoidea. *Mammalia* 34: 269-293.
- VOSS, E. 1955. Bibliographie der Menschenaffen (Schimpanse, Orang, Gorilla). *VEB G. Fischer, Jena.*
- VRAM, U. G. 1898. Studi sui denti molari umani. *Atti Soc. romana Antrop.* 5 (2): 155-196.
- VRAM, U. G. 1905. Un quarto molare in un cranio di un *Cercocebus*. *Atti Soc. romana Antrop.* 11 (1): 47-48.
- WALLIS, W. D. 1934. A gorilla skull with abnormal denture. *Am. Nat.* 68: 179-183.
- WEGNER, R. N. 1908. Ein überzähliger Prämolare beim Siamang. (*Symphalangus syndactylus* Desmarest). *Z. Ethnol.* 40 (1): 86-88.
- WEGNER, R. N. 1909. Überzählige Incisiven bei Affen. *Z. Morph. Anthrop.* 12: 353-358.
- WEGNER, R. N. 1916. Zur Kenntnis des Gaumenbeins bei den Anthropoiden. *Z. Morph. Anthrop.* 19 (1): 1-26.
- WEGNER, R. N. 1936. Sonderbildungen der Kieferhöhlen bei Anthropoiden. *Anat. Anz.* 83 (9-11): 161-240.
- WENINGER, M. 1948. Zur Reduktion der Prämolaren. (Drei Prämolaren im Oberkiefer eines Gorilla). *Z. Stomat.* 45: 223-231.
- ZUCKERKANDL, E. 1891. Über das epitheliale Rudiment eines vierten Mahlzahnes beim Menschen. *Sber. Akad. Wiss. Wien* 100 (7): 315-352, 2 Taf.

Anschriften der Verfasser :

Dr. Franz Krapp
Zool. Forschungsinstitut und Museum A. Koenig
Adenaurallee 150-164
D-53 Bonn
Deutschland

Prof. Dr. Gerolf Lampel
Zool. Institut der Universität
Museumsstrasse
CH-1700 Freiburg
Schweiz

Revision der Gattung *Mina* Raffray (Coleoptera, Pselaphidae)

von

Ivan LÖBL

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Mit 86 Abbildungen

Die *Batrisini*-Gattung *Mina* Raffray, aufgestellt für die Art *elegans* Raffray, unterscheidet sich von allen anderen Gattungen dieser Tribus durch folgende Kombination von Merkmalen: 1. Körper schlank; 2. Scapus verlängert; 3. Flügeldecken gegen die Basis stark verjüngt, ohne basale und laterale Grübchen, ohne diskale und laterale Stricheln oder Furchen; 4. Basis des Abdomens eingeschnürt, die ersten drei freiliegenden Tergite ohne Spur einer Randung, intersegmentale Membrane lang; 5. Vordere Schenkel mit einer Längsreihe von Höckerchen. Die vier schon beschriebenen und die meisten mir bekannten Arten der Gattung sind tatsächlich nach RAFFRAY (1890: 108 und 1908: 178) sowie nach den Abbildungen von RAFFRAY (1890, Pl. II, Abb. 15 und 1908, Pl. 4, Abb. 7) eindeutig als *Mina* zu identifizieren. Das Studium des vorliegenden Materials zeigte allerdings, dass einige von Raffray in der Gattungsdiagnose angeführte Merkmale (Grösse der Augen, Länge des Scapus, Form des Halsschildes und der Flügeldecken) nur artspezifisch sind, andere, wie die Form der Vorderschenkel, wurden übersehen.

Extrem abweichende Arten, wie *brevicornis* sp. n. und *mussardi* sp. n., würde man ohne die Kenntnis der Zwischenformen nach den für Pselaphiden allgemein angenommenen taxonomischen Kriterien in zwei verschiedene Gattungen stellen. Besonders erstaunlich ist die Plastizität der Merkmale auf dem Halsschild, die

gewöhnlich als gattungsspezifisch gelten (Vorhandensein oder Fehlen der lateralen Längsfurchen). Aus diesem Grunde werden hier die einzelne Merkmale diskutiert und es wird auf die Modifikationen und Tendenzen hingewiesen.

Körper schlank, klein, 1,1 bis 2 mm lang, bei der überwiegenden Zahl von Arten zwischen 1,25 und 1,6 mm lang. Färbung braun, je nach den Arten mehr oder weniger dunkel. Punktierung einfach, sehr fein, nur am Kopf hinter den antennalen Tuberkeln regelmässig gröber (ausgenommen die indischen Arten *eucera* sp. n., *angusticeps* sp. n., *browni* sp. n. und *mussardi* sp. n.), selten sind weitere Teile des Kopfes gröber punktiert (*rugiceps* Raffr., *puncticeps* sp. n., *variabilis* sp. n.), oder der Halsschild und die Flügeldecken gröber punktiert (*tuberculata* sp. n., *variabilis* sp. n.). In der Regel sind die Flügeldecken etwas gröber punktiert als der Halsschild und das Abdomen (viel gröber bei *bryanti* sp. n.) Behaarung der Oberseite ist ziemlich, bis sehr lang, fein, fast gleichmässig oder auf dem Halsschild und auf den Flügeldecken deutlich länger, bei mehreren Arten (z.B. *frontalis* sp. n., *antennalis* sp. n.) sind am Kopf und an den Seiten des Halsschildes je zwei bis drei Paare längere, auffallend abstehende Haare sowie ähnliche Haare, in eine Querreihe eingeordnet, sind auf dem 1. bis 3., seltener auch auf dem 4. freiliegenden Tergit.

Kopf immer länger als zwischen den Augen breit, sehr variabel in der Form, fast subquadratisch bis lang rechteckig, manchmal trapezoid, bei den indischen Arten im Umriss ausgesprochen pyriform. Vorderer Rand ist ein wenig, bis viel schmaler als der Scheitel, die schmalste Stelle ist hinter den antennalen Tuberkeln. Scheitel flach oder sehr wenig gewölbt, das supraokulare Feldchen dann meistens mehr oder weniger gut abgegrenzt, bis ziemlich konvex abgerundet, ohne deutliche Abgrenzung in das supraokulare Feldchen übergehend. Zwei Scheitelgrübchen, oft auch noch ein kleineres mittleres Grübchen vorhanden. Von den Scheitelgrübchen gehen ein Paar Längsfurchen ab (Ausnahme *velaris* sp. n.), die sich in der Regel auf der Stirn mehr oder weniger deutlich vereinigen. Schläfen abgerundet und relativ lang, distalwärts abgerundet, stark verjüngt. Augen je nach Art und Geschlecht sehr variabel gross, aus kleinen Fazetten zusammengesetzt. Genae bei allen Arten der malayischen Subregion (inklusive *franzi* sp. n. von Thailand) sehr gross, glatt, meistens deutlich konkav, durch drei Kielchen abgegrenzt (Abb. 3): von unten durch das lange, distalwärts gegen den Vorderrand der Augen gebogene clypeale Kielchen, von vorne durch ein Kielchen, das vom vorderen Teil des clypealen Kielchens gegen die untere Seite der antennalen Höckerchen verläuft und die Genae so von den Seiten des Frontoclypeus abtrennt. Das dritte, supragenale Kielchen ist oft sehr fein und schlecht sichtbar, es verläuft knapp unterhalb des seitlichen Stirnrandes, schon vom Niveau der antennalen Tuberkeln oder kurz dahinter, bis gegen den oberen inneren Rand der Augen. Der grob punktierte seitliche Rand der Stirn ist bei diesen Arten immer sehr scharf von der Gena abgegrenzt. Bei *eucera* sp. n., *angusticeps* sp. n. und *browni* sp. n. fehlt das supra-

genale Kielchen. Die Genae gehen dorsalwärts ohne eine Abgrenzung in die stark verjüngte Stirn über. Das clypeale Kielchen wie bei den malayischen Arten, nur ist es nicht gegen die Augen gebogen. Bei *mussardi* sp. n. (Abb. 5) ist der obere Teil der Genae im Prinzip wie bei den anderen indischen Arten, das clypeale Kielchen liegt relativ hoch und ist gerade, unterhalb von diesem verläuft parallel noch ein weiteres Kielchen, die Fläche zwischen den beiden Kielchen ragt lateralwärts vor und kontrastiert gegen die eingedrückte Fläche darüber und darunter. Kiefertaster viergliedrig, wie von RAFFRAY (1908: 178) beschrieben, artspezifisch lang. Fühler sehr charakteristisch durch den schlanken, meistens sehr langen und asymmetrischen Scapus. Nur bei *brevicornis* sp. n. ist er praktisch symmetrisch, fast zylindrisch und relativ kurz, so lang wie $\frac{1}{3}$ der Kopflänge (etwa 0,08 mm). Bei den meisten Arten bewegt sich die Scapuslänge zwischen 40 und 70% der Kopflänge, bei den malayischen Arten erreicht sie nicht die Kopflänge, bei den indischen Arten dagegen ist sie länger (z.B. 0,46 mm bei einer Kopflänge von 0,40 mm bei *mussardi* sp. n.). Pedicellus immer schlank, bei manchen Arten mit stark verlängertem Scapus (z.B. *elegans* Raffr., *antennalis* sp. n., die indischen Arten) Insertion nicht ganz in der Mitte des Scapusende; die Fühler sind dann gekniet. Glieder 3 bis 8, kleiner als der Pedicellus, 5 und 7, immer grösser als die angrenzenden Glieder. Keule deutlich, dreigliedrig.

Halsschild konvex gewölbt, am breitesten vor der Mitte, die Unterschiede zwischen seiner Länge und der maximalen Breite sind gering. Die Seiten mindestens im mittleren Drittel konvex abgerundet. An den Seiten je ein subbasales Grübchen (bei *mussardi* sp. n. liegen sie in den ungewöhnlich breiten und tiefen seitlichen Längsfurchen und sind nicht sichtbar). Bei einer Reihe von Arten (*rugiceps* Raffr., *nasuta* Raffr., *fossulata* sp. n., *soror* sp. n., *brevipilis* sp. n., *varians* sp. n., *eucera* sp. n., *angusticeps* sp. n.) ist der Halsschild gegen die Seiten zu regelmässig abgerundet, abgesehen von dem lateralen basalen Eindruck. Bei den übrigen Arten trennt eine variabel lange Längslinie oder eine Längsfurche die Seiten von der breiten diskalen Wölbung. Die Seiten vor den subbasalen Grübchen sind dann mehr oder weniger deutlich abgegrenzt, keine eigene laterale Wölbung bildend (z.B. *taylori* sp. n.) bis fast 0,05 mm breit und beiderseits eine sehr deutliche Wölbung bildend. Im allgemeinen ist der Diskus gegen die Basis gleichmässig konvex abgerundet, bei einigen Arten (*brevicornis* sp. n., *rugiceps* Raffr., *taylori* sp. n., *velaris* sp. n., *bryanti* sp. n.) in der medianen Linie vor der Basis kurz und niedrig gewölbt, daneben beiderseits einfach oder durch einige gröbere Punkte eingedrückt. Die durch die Form des Kopfes auffallende Art *mussardi* sp. n. weicht von den anderen durch den im mittleren $\frac{2}{3}$ stark erhabenen, gegen die Basis sehr steil deklinierenden Halsschild ab. Die seitliche Wölbungen sind bei dieser Art ungewöhnlich breit (etwa 0,07 mm) und durch sehr tiefe, breite, gekniete, fast gegen die Basis reichende Längsfurchen abgegrenzt.

Flügeldecken ohne Grübchen und ohne diskale oder laterale Streifen oder Furchen, die umgeschlagenen Seiten sehr breit. Nahtstreifen sehr fein.

Metasternum in der Mitte des distalen Teiles grubchenförmig vertieft, zwischen den nahe aneinander liegenden Hinterhüften vorgezogen, die Mitte des Apikalrandes schmal eingeschnitten.

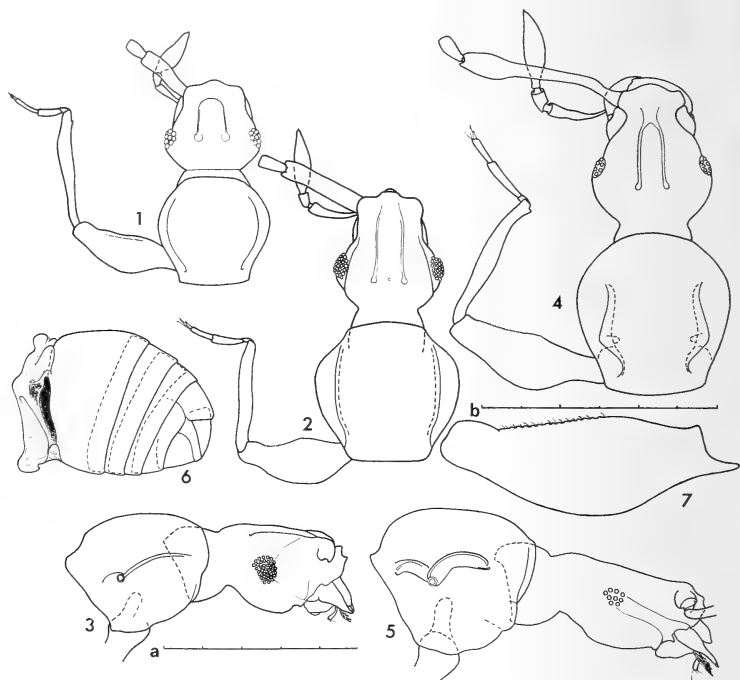


ABB. 1 bis 7

Scala a = 0,5 mm; 1. *Mina gracilis* sp. n.; 2 und 3. *Mina elegans* Raffr.; 4 und 5. *Mina mussardi* sp. n.; 6. *Mina franzi* sp. n., Abdomen bei Lateralansicht; 7. Vorderschenkel von *Mina elegans* Raffr., Scala b = 0,3 mm.

Abdomen (Abb. 6) im Prinzip wie von RAFFRAY (1908: 178) beschrieben. Intersegmentale Membrane lang, sodass eine teleskopische Kontraktion des Abdomens möglich ist. Der 1. freiliegende Sternit schmal, einen Kiel bildend, der in die medioapikale Ausrandung des Metasternums eingeschlossen ist (die Ausrandung ist nur beim abgetrennten Abdomen sichtbar). Die folgende drei Sternite bilden mit den zugehörigen Tergiten vollständige Ringe, ohne Spur

seitlicher Grübchen, Stricheln, Furchen oder einer Naht. Der 2. freiliegende Sternit und der zugehörige 1. freiliegende Tergit viel länger als die folgenden Segmente. Der 6. freiliegende Sternit gross, horizontal liegend. Basis des 1. freiliegenden Tergits stark eingeschnürt, die Randung der Basalwinkel meistens stark verdickt, oft distalwärts vorgezogen, eine mehr oder weniger dreieckige Fläche bildend (äussere basale Feldchen), deren Spitze kielförmig vorgezogen sein können (äussere basale Kielchen). Zwei ähnliche, in der Regel kleinere Feldchen, deren Spitzen ebenfalls kielförmig vorgezogen sein können, liegen oft zwischen den äusseren Feldchen (innere basale Feldchen und Kielchen). Manchmal sind die inneren oder auch die äusseren basalen Feldchen reduziert (z.B. *soror* sp. n., *gracilis* sp. n.). Bei Dorsalansicht sind 5, manchmal nur 4 Tergite sichtbar.

Beine lang, mittlere und hintere Hüften liegen sehr nahe aneinander. Vordere Schenkel an der Vorderseite mit einer Längsreihe von niedrigen Höckerchen, zwischen denen je ein kurzes Haar ragt (Abb. 7).

Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind auf der Stirn, am Frontoclypeus, auf den Trochanteren, Tibien und auf dem 6. freiliegenden Sternit lokalisiert, seltener auch auf dem Metasternum (z.B. *brevicornis* sp. n., *tuberculata* sp. n.). Der Frontoclypeus ist bei den Männchen oft sehr auffallend gekennzeichnet und vorgezogen. Ausserdem sind die Augen bei den Männchen grösser als bei den Weibchen. Männchen mancher Arten (*puncticeps* sp. n., *sulcicollis* sp. n.) haben zum Unterschied von den Weibchen eine gut entwickelte humerale Beule und auch deutlich längere Flügeldecken. Eine Korrelation zwischen der Grösse der Augen, Form der Flügeldecken (Humeralbeule, Länge) und Flugfähigkeit konnte bei manchen Arten festgestellt werden (z.B. *bryanti* sp. n., Vergleich der Männchen von *eucera* sp. n. und *angusticeps* sp. n.). Eine Schwierigkeit tritt auf bei der Wertung der eigenartigen Form des Scapus bei *antennalis* sp. n. und bei der Form des 10. Fühlergliedes bei *bella* sp. n., beides Arten, von denen die Weibchen unbekannt sind.

Aedoeagus ist asymmetrisch, relativ klein, meistens zwischen 0,17 bis 0,28 mm lang, bei *fallax* sp. n. 0,37 mm, bei *mussardi* sp. n. sogar 0,42 mm lang. Basalkapsel am breitesten an der abgerundeten Basalwand, die ventralwärts in eine stumpfe Spitze vorgezogen ist. Die Basalwand ist in der Regel auch der am stärksten sklerotisierte Teil des Aedoeagus. Die Basalkapsel ist nach oben und unten breit geöffnet, da die schmälere Seitenwände dorsal und ventral nicht miteinander verbunden sind (teilweise auf der Dorsalseite bei *mussardi* sp. n.). Distalteil des Medianlobus ist artspezifisch verschieden, jedoch immer beborstet und zeigt eine Tendenz zur Verflachung. Proximalwärts ist er meistens sehr dünn bis membranös, besonders gegen die Mitte und die linke Seite, sein Rand, der die Öffnung der Basalkapsel von der Ventralseite abschliesst, ist oft kaum sichtbar. Bei einigen Arten (z.B. *gracilis* sp. n., *macrops* sp. n.) ist die linke Seitenwand der Basalkapsel an der Ventralseite nicht direkt mit dem distalen Teil des Median-

lobus verbunden. Die Seitenwände der Basalkapsel gehen entweder einfach in den distalen Teil des Medianlobus über (*dux* sp. n., *fallax* sp. n., *mussardi* sp. n.) oder sie sind auf einer Seite oder beiderseits vorgezogen, lange schlanke stylförmige Fortsätze (*velaris* sp. n.) oder einfache breite Lappen (*rugiceps* Raffr., *brevipilis* sp. n.) bildend. Auf der rechten Seite sind sie seltener vorgezogen (z.B. *nasuta* Raffr., *fossulata* sp. n., *soror* sp. n., *gracilis* sp. n.) als auf der linken Seite (z.B. *elegans* Raffr., *bryanti* sp. n., *murphyi* sp. n., *sulcicollis* sp. n.). Bei einigen Arten sind sie gelenkförmig an der linken Wand der Basalkapsel befestigt (*laticollis* Raffr., *bella* sp. n., *antennalis* sp. n., *frontalis* sp. n.) und scheinen identisch mit den Parameren zu sein. Innensack meistens flach, gegen die Basalwand der Basalkapsel befestigt, liegt an der Dorsalseite des Aedoeagus, meistens zum grössten Teil oder ganz membranös und ohne sichtbare Struktur, öfters an den Seitenrändern und in schmalen Zonen im basalen Teil stärker sklerotisiert, selten zeigt er am Ende eine vesikuläre Struktur (*variabilis* sp. n., *murphyi* sp. n.). Bei *mussardi* sp. n. ist er ausserordentlich gross und zum Teil sehr stark sklerotisiert.

Auf Grund der Form der Aedoeagi und unter Berücksichtigung der ektoskelettalen Merkmale ist es in einigen Fällen möglich, monophyletische Art-Gruppen festzustellen. So sind *nasuta* Raffr., *fossulata* sp. n., *soror* sp. n., *varians* sp. n. und *simulans* sp. n. einander sowohl habituell wie auch in den sekundären Geschlechtsmerkmalen und in der Form der Aedoeagi sehr ähnlich, nur *simulans* sp. n. weicht einigermassen durch die rudimentäre Ausbildung des rechten Fortsatzes der Basalkapsel ab. Diese Arten haben den Rand des Innensackes oder auch Zonen in der basalen Hälfte des Innensackes stärker sklerotisiert. Sehr nahe miteinander sind verwandt jene Arten, deren langer linker Fortsatz der Basalkapsel gelenkförmig befestigt ist. Ebenso sind *sulcicollis* sp. n. mit *mutator* sp. n., *tuberculata* sp. n. mit *bryanti* sp. n. und *eucera* sp. n. mit *angusticeps* sp. n. nahe verwandt. Die übrigen malayischen Arten stehen mehr oder weniger isoliert, was wahrscheinlich darauf beruht, dass bisher nur Bruchteile der Pselaphiden-Fauna und damit auch der *Mina*-Arten der Orientis bekannt geworden sind. Die vier indischen Arten weichen schon durch die Form des Scapus und durch die sehr stark verjüngte Stirn deutlich ab. Die Trennung dieser Arten in eine eigene Unter-gattung oder sogar Gattung kann jedoch nicht verantwortet werden. Die Arten *eucera* sp. n. und *browni* sp. n. beweisen, dass das Vorhandensein oder Fehlen von Längsfurchen am Halsschild keine Bedeutung als Gattungsmerkmal hat. Die Unterschiede in der Form der Aedoeagi zwischen *eucera* sp. n. (oder *angusticeps* sp. n.) und *mussardi* sp. n. sind nicht geringer als jene zwischen *mussardi* sp. n. und den malayischen Arten. Diese Arten verbinden die malayischen Arten mit der extrem abweichenden *mussardi* sp. n. Es ist jedenfalls bemerkenswert, dass eine Untersuchung von nur drei sehr verschiedenen Arten (*brevicornis* sp. n., *elegans* Raffr. und *mussardi* sp. n.) erlauben würde, drei „gute“ Gattungen auf-zustellen.

JEANNEL (1949: 214) stellte für die *Batrisini*-Gattungen, deren Basis des Abdomens verjüngt ist, die subtribus *Trabisina* auf. Dazu müsste auch die Gattung *Mina* gehören. Die Aufteilung der *Batrisini* in vier Subtriben, hauptsächlich nach der Form des Abdomens (JEANNEL, 1959: 218), ist kaum annehmbar, wie auch LELEUP und CELIS (1969: 52) und LELEUP (1970: 308—309) zeigten. Von den *Trabisina*-Gattungen kommt in der orientalischen Region nur *Batoxylina* Jeann. vor, die, wie die anderen aethiopischen Gattungen, der *Mina* sicher nicht näher steht.

Die *Mina*-Arten leben im faulenden Laub und sie scheinen relativ abundant zu sein. Sofern irgend welche Angaben vorliegen, wurden die einzelne Arten gesiebt oder in Berlese-Proben gefunden. Die Art *dux* sp. n. wurde am Licht gefangen. Die Tendenz zu Mikrophthalmie bei den Weibchen und teilweise Apterie (z.B. *bella* sp. n., *antennalis* sp. n., *tuberculata* sp. n., *variabilis* sp. n.) deutet darauf, dass sie vielleicht auf die obere Humus-Schicht gebunden sind.

Material. Für diese Studie konnte ich das Originalmaterial der Sammlung Raffray (Muséum National d'Histoire naturelle in Paris) studieren (4 Arten) und die Ausbeute von W. L. Brown und A. B. Soans in Indien (1 Art), G. E. Bryant (British Museum Natural History in London) in Sarawak (7 Arten), H. Franz in Thailand (1 Art), D. H. Murphy in Singapore und in Malaya (11 Arten), R. Mussard in Indien (3 Arten), J. R. Pippet in Malaya (1 Art) und von R. W. Taylor in Sabah und Sarawak (12 Arten) untersuchen. Nur zwei Arten (*elegans* Raffr. und *brevicornis* sp. n.) wurden zugleich von zwei Sammlern gefunden, sodass insgesamt 38 Arten vorlagen. Von diesen sind 8 nur von weiblichem Geschlecht bekannt und mit der Ausnahme von *browni* sp. n. werden sie nicht beschrieben und im weiteren Text nicht mehr berücksichtigt.

Die von Jeannel veranlasste Umpräparierung der Sammlung Raffray führte unter anderem dazu, dass auch die *Mina*-Belege mehr oder weniger beschädigt wurden, besonders die Behaarung hatte stark gelitten. (die Typen von *nasuta* Raffr. und *rugiceps* Raffr. sind glatt z.B.), und dass die originalen Fundortzettelchen entfernt wurden. Nur der Typus von *nasuta* Raffr. trägt das rote „TYPE“ Zettelchen. Die Art *rugiceps* Raffr. wurde ebenfalls nach einem einzigen Exemplar beschrieben; der vorliegende Beleg stimmt mit den Angaben von Raffray überein und ich bezeichne es als Typus. *Mina elegans* Raffr. wurde nach zwei ♂♂ beschrieben, in der Sammlung sind jedoch 6 ♂♂ und 7 ♀♀ die mit der Beschreibung übereinstimmen, alle gleich bezettelt „Singapore“/, „Muséum Paris 1917 coll. A. Raffray“/, „M. *elegans* A. Raffray det.“. Ein Männchen designiere ich als Lectotypus. Von *laticollis* Raffr. liegen 4 ♂♂ und 3 ♀♀ vor, bezettelt „Sumatra“/, „Muséum Paris 1917 coll. A. Raffray“/, „M. *laticollis* A. Raffray det.“. Ihre Identität ist eindeutig. Ein Männchen designiere ich als Lectotypus.

Für die Übermittlung des Materials möchte ich an dieser Stelle nochmals den folgenden Kollegen danken: Frau A. Bons (Paris), Herren W. L. Brown

(Ithaca), H. Franz (Wien), P. M. Hammond (London), D. H. Murphy (Singapore), R. Mussard (Genf) und R. W. Taylor (Canberra).

Bemerkung. Die Variabilität der Körperlänge ist zum grossen Teil auf die individuell unterschiedlich starke Kontraktion der Abdominalsegmente zurückzuführen. Alle Messungen des Körpers der einzelnen Arten wurden bei der gleichen Vergrösserung ($\times 100$), der Fühler und der Taster bei doppelter Vergrösserung ($\times 200$) gemacht und die angeführten relative Maße sind daher bei verschiedenen Arten vergleichbar. Bei dem Vergleich der Maße der Fühlerglieder oder des Endgliedes der Kiefertaster mit anderen Körperteile ist zu beachten, dass die Werte der ersteren verdoppelt sind. Die Länge des Kopfes wurde vom Vorderrand der Stirn, im Falle des vorragenden Frontoclypeus von dessen Vorderrand zu der cervicalen Einschnürung gemessen. Die Länge der Augen und der Schläfen sowie die Breite der lateralen Halsschildwölbungen wurden immer bei Dorsalansicht, die Länge der Flügeldecken, an der Naht gemessen. Abdominalsegmente wurden vom 1. freiliegenden Tergit oder Sternit gezählt. Die im Kanada-Balsam montierten Sternite wurden bei $\times 200$ Vergrösserung, die Aedoeagi bei $\times 400$ Vergrösserung abgebildet. Durch die Regelung des Zeichentubus wurde jedoch die wirkliche Vergrösserung der einzelnen Aedoeagi bis um 8% geändert.

Bestimmungstabelle der Arten der Gattung *Mina* Raffray

1	Scapus deutlich, meistens viel kürzer als der Kopf	2
—	Scapus länger als der Kopf. Kopf flach, Stirn sehr stark verjüngt, ohne gröbere Punktierung hinter den antennalen Tuberkeln	28
2	Halsschild im mittleren Teil gegen die Seitenränder ganz regelmässig gewölbt, ohne Spur von seitlichen Längsfurchen oder von fein eingedrückten Längslinien	3
—	Seiten des Halsschildes mindestens im mittleren Teil durch je eine mehr oder weniger tief eingedrückte Längslinie oder durch eine Längsfurche von oben abgegrenzt, oft eine deutliche Seitenwölbung bildend. . . .	10
3	Halsschild vor der Basis mit einer niedrigen, schmalen medianen Längswölbung, beiderseits dieser Wölbung etwas eingedrückt	4
---	Halsschild im mittleren Teil gegen die Basis regelmässig abgerundet deklinierend, ohne längliche Wölbung oder Eindrücke	5
4	Kopf etwas mehr als 1,5 mal länger als der „normal“ 0,16 mm lange Scapus, dieser 3,4 mal länger als am Ende breit. Längsfurchen auf dem Scheitel sehr schmal und sehr seicht, ziemlich schlecht sichtbar, die Fläche zwischen ihnen etwas konvex erhaben, davor gegen die antennale Tuberkeln leicht flach eingedrückt und deklinierend. Vordere Hälfte des Kopfes, einschliesslich der Mitte, grob und dicht punktiert. Innere Basalkielchen des Tergits I gut entwickelt, fast 0,05 mm lang,	

- die Basis zwischen ihnen deutlich eingedrückt. Äussere Basalfeldchen nicht sichtbar. Körperlänge 1,35 mm. Männchen: Vorderrand der Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln quer, nur etwas vorgezogen und kantig erhaben. Frontoclypeus unterhalb dieser Kante senkrecht deklinierend, unten mässig vorgezogen, abgerundet, ohne Höckerchen oder andere besondere Merkmale. Augen etwa so lang wie die Schläfen. Flügeldecken mit deutlichen Humeralbeulen, von dort gegen die Basis geradlinig verjüngt. Trochanter I mit einem winzigen Höckerchen. Sternit VI im mittleren Teil flach, sein Apikalrand wie Abbildung 74. Aedoeagus 0,17 mm lang, wie Abbildung 22 und 23. *rugiceps* Raffray
- Fühler, besonders Scapus auffallend kurz, dieser fast zylindrisch, nicht ganz doppelt so lang wie breit, so lang wie $\frac{1}{3}$ der Kopflänge. Zwischen den Scheitelgrübchen noch ein mittleres Grübchen. Sehr kleine, 1,1 mm lange Art *brevicornis* sp. n.
- 5 Basale Feldchen und Kielchen des Tergits I reduziert 6
- Basale Feldchen oder Kielchen des Tergits I sehr klein, jedoch mindestens die inneren frei sichtbar 8
- 6 Scheitelgrübchen gross, nahe aneinander liegend, die Entfernung zwischen ihnen kaum 1,5 mal grösser als ihr Durchmesser. Längsfurchen proximalwärts leicht gebogen konvergierend. Kopf in der Mitte hinter den Scheitelgrübchen deutlich erhaben. Subbasale Grübchen des Halsschildes klein *fossulata* sp. n.
- Scheitelgrübchen kleiner, weiter voneinander liegend, die Entfernung zwischen ihnen mindestens doppelt so gross wie ihr Durchmesser. . . 7
- 7 Aedoeagus wie Abbildungen 12 und 13. Subbasale Grübchen des Halsschildes grösser, gegen das mittlere Drittel der Halsschildlänge reichend *soror* sp. n.
- Aedoeagus wie Abbildungen 16 und 17. Subbasale Grübchen des Halsschildes kleiner, proximalwärts kaum vor das basale Viertel der Halsschildlänge reichend *simulans* sp. n.
- 8 Längsfurchen des Scheitels tiefer, proximalwärts gerade parallel verlaufend. Männchen: Stirnvorderrand zwischen den antennalen Tuberkeln stark vorgezogen, einen kräftigen, abgerundeten Lappen bildend, der bei Dorsalansicht den Frontoclypeus nur zum Teil überdeckt. Frontoclypeus unterhalb des Lappens ausgerandet, eine tiefe Exkavation bildend, unten stark vorgezogen, sein Vorderrand schräg nach oben erhaben, von seiner Mitte ragt ein ziemlich grosses, dreieckiges flaches Zähnchen. Augen gross, um $\frac{1}{3}$ länger als die Schläfen. Flügeldecken mit gut entwickelten Humeralbeulen. Keine Zähnchen oder Höckerchen auf den Trochanteren. Tibia I ohne merkbares subapikales Zähnchen. Tibia II ohne apikalen Lappen. Sternit VI

- im mittleren Teil leicht eingedrückt, sein Apikalrand wie Abbildung 71. Aedoeagus 0,21 mm lang, wie Abbildungen 20 und 21 . . . *nasuta* Raffray
- Längsfurchen des Scheitels seichter, proximalwärts leicht gebogen konvergierend. Männchen: Frontoclypeus bei Dorsalansicht von der weniger vorgezogener Stirn völlig oder fast völlig überdeckt, sein Vorderrand nicht nach oben erhaben und ohne Zähnchen. Augen kleiner, höchstens so lang wie die Schläfen. Tibia I mit winzigem subapikalen Zähnchen, Tibia II mit schmalen apikalen Lappen. . . . 9
- 9 Basalbreite des Tergits I etwas kleiner als die Maximalbreite des Halsschildes. Innere Längskielchen des Tergits I näher aneinander liegend, die Entfernung zwischen ihnen kaum 0,08 mm breit, kaum so breit wie $\frac{1}{3}$ der Basalbreite des Segments. Fühlerglied 11 kürzer, nicht ganz 1,9 mal länger als breit *varians* sp. n.
- Basalbreite des Tergits I etwas grösser als die Maximalbreite des Halsschildes. Innere Längskielchen des Tergits I weiter voneinander liegend, die Entfernung zwischen ihnen etwa 0,10 bis 0,12 mm breit, breiter als $\frac{1}{3}$ der Basalbreite des Segments. Fühlerglied 11 länger, doppelt so lang wie breit *brevipilis* sp. n.
- 10 Zwischen den Scheitelgrübchen noch ein variabel grosses, bei $\times 50$ Vergrößerung stets gut sichtbares Grübchen 11
- Ohne mittleren Grübchen zwischen den Scheitelgrübchen, manchmal an dieser Stelle ein winziger, sehr flacher Eindruck, der bei $\times 100$ Vergrößerung kaum merkbar ist 20
- 11 Scapus sehr lang, so lang oder länger als $\frac{8}{9}$ der Kopflänge 12
- Scapus kürzer, nie länger als $\frac{5}{6}$ der Kopflänge 13
- 12 Scapus so lang wie $\frac{8}{9}$ der Kopflänge. Halsschild deutlich breiter als lang (Index 35: 31), die durch tiefe Längsfurchen abgegrenzte Seitenwölbungen fast 0,05 mm breit. Männchen: Stirn zwischen den anten-nalen Tuberkeln mässig deklinierend, sein Vorderrand relativ breit, kurz vorgezogen, scheint bei Dorsalansicht gerade zu sein, ist aber in der Mitte leicht ausgerandet. Frontoclypeus stark vorgezogen, unten mit zwei gebogenen Kiellinien, sein Vorderrand im mittleren Teil gerade. Augen länger als die Schläfen (Index 7: 5). Flügeldecken ohne Humeralbeule, an der Naht ein wenig länger als breit. Tibia I ab der Basis distalwärts verdickt, am dicksten kurz vor der Mitte, dort an der Innenseite einen kräftigen Zahn bildend, dahinter die Aussenseite konvex gebogen, die Innenseite bis gegen das Ende zu konkav verflacht, scharf abgegrenzt. Trochanter II vor dem Ende mit einem sehr starken, fast geraden Dorn. Trochanter III mit kleinem, kurzem Dörnchen in der Mitte. Tibia III distalwärts, besonders vertikalwärts, verdickt, leicht gekrümmt, an der breitesten Stelle, kurz vor

dem distalen Drittel, ist ihr vertikaler Durchmesser viel grösser als die Breite. Sternit VI im mittleren Teil mässig tief eingedrückt, Apikalrand wie Abbildung 83. Aedoeagus 0,25 mm lang, wie Abbildungen 51 und 52. Weibchen: Augen so lang wie $\frac{5}{6}$ der Schläfen. Flügeldecken so lang wie zusammen breit *laticollis* Raffray

- Scapus so lang wie $\frac{9}{10}$ der Kopflänge. Halsschild ebenso lang wie breit, die durch Längsfurchen abgegrenzte Seitenwölbungen sind schmaler als 0,04 mm. Männchen: Stirn nicht, Frontoclypeus stark vorgezogen, mit niedrigem, flachem knopfförmigen Höckerchen in der Mitte. Vordere Tibien gegen die Mitte zu allmählich, mässig verdickt, dahinter die Innenseite leicht verjüngt, konkav *bella* sp. n.
- 13 Halsschild mit niedriger und schmaler mediobasalen Längswölbung, die beiderseits durch einen sehr seichten Längseindruck oder durch einige gröbere Punkte begleitet ist 14
- Halsschild ohne mediobasale Wölbung, in der Mitte gegen die Basis regelmässig abgerundet 16
- 14 Seitenwölbungen des Halsschildes durch die bis nach vorne reichende eingedrückte Längslinien abgegrenzt und breit, an der breitesten Stelle etwa 0,04 mm breit, der Diskus an den Längslinien kurz senkrecht erhaben. Punktierung der Flügeldecken auffallend grob, viel gröber als auf dem Halsschild. Kopf flach, rechteckig. Scheitelgrübchen tief. Behaarung länger *bryanti* sp. n.
- Seiten des Halsschildes durch je eine sehr feine Längslinie, die nicht in das proximale Drittel der Halsschildlänge reicht, abgegrenzt und sehr schmal, an der breitesten Stelle 0,01 bis 0,02 mm breit. Punktierung der Flügeldecken nur ein wenig gröber als jene des Halsschildes. Kopf mehr oder weniger gewölbt. Behaarung kürzer 15
- 15 Kopf schmaler, ab dem Niveau des Augenhinterrandes proximalwärts verjüngt, hinter den Scheitelgrübchen deutlich gewölbt, Längsfurchen gut entwickelt, tief. Mittleres Grübchen liegt hinter oder zwischen den Scheitelgrübchen. Scapus etwa so lang wie die Glieder 10 und 11 zusammen. Augen sehr klein *taylori* sp. n.
- Kopf breiter, rechteckig, die Oberseite in den distalen $\frac{3}{5}$ gewölbt. Längsfurchen vorne sehr fein, hinten verlöschen sie und erreichen nicht die Scheitelgrübchen. Mittleres, relativ sehr seichtes Grübchen liegt vor dem Niveau der Scheitelgrübchen. Scapus deutlich kürzer als die Glieder 10 und 11 zusammen. Augen bei den Männchen gross *velaris* sp. n.
- 16 Seitenwölbungen des Halsschildes breit, durch je eine bis nach vorne reichende, tiefe Längsfurche abgegrenzt. Scheitel flach, zwischen den tiefen, parallel miteinander verlaufenden Längsfurchen merkbar

- erhaben, von den supraokulären Feldchen scharf abgegrenzt. Auf dem Kopf, Halsschild und auf dem Abdomen auffallend längere abstehende Haare 17
- Seitenwölbungen des Halsschildes schmal bis sehr schmal, durch je eine feine, vorne verlöschende, mehr oder weniger deutlich sichtbare Längslinie abgegrenzt 18
- 17 Kopfoberseite proximalwärts leicht verjüngt, Kopflänge vom Cervicum bis zum Niveau des Vorderrandes der antennalen Tuberkeln etwa um 1/3 grösser als die maximale Stirnbreite. Scapus deutlich gebogen, kürzer und dicker, etwa 3,2 mal länger als am Ende breit. . *sulcicollis* sp. n.
- Kopfoberseite proximalwärts stark verjüngt, trapezoid. Kopflänge vom Cervicum zum Niveau des Vorderrandes der antennalen Tuberkeln fast doppelt so gross wie die maximale Stirnbreite. Scapus länger und schlanker, fast gerade, mehr als 4 mal so lang wie am Ende breit. Endglied der Kiefertaster lang und schlank, etwa 3,7 mal länger als breit, so lang wie 4/5 des Scapus. Männchen: Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln leicht eingedrückt, kaum deklinierend, sein Vorderrand gerade. Frontoclypeus kurz, oben in der Mitte verflacht, eine horizontale halbkreisförmige Fläche bildend, die einen rechten Winkel mit einer senkrechten, ebenfalls halbkreisförmigen Fläche schliesst. Diese Flächen sind scharf gerandet, die senkrechte ist von Stirnvorderrand durch einen schmalen Eindruck getrennt. Augen ein wenig länger als die Schläfen. Flügeldecken ohne Humeralbeule. Trochanter I und II mit je einem kleinen Zähnnchen in der Mitte. Trochanter III mit einem winzigen Höckerchen an der Basis. Sternit VI in der Mitte tief eingedrückt, sein Apikalrand wie Abbildung 80. Aedoeagus 0,21—0,22 mm lang, wie Abbildungen 45 und 46. Weibchen: Augen halb so lang wie die Schläfen. Flügeldecken wie bei Männchen oder etwas kürzer *elegans* Raffray
- 18 Grössere, über 1,5 mm lange Arten. Längsfurchen auf dem Scheitel tief und breit, die Fläche zwischen ihnen erhaben. Halsschild länger als der Kopf 19
- Kleine, 1,3 mm lange Art. Längsfurchen auf dem Scheitel schmal, mässig tief, die Fläche zwischen ihnen nicht erhaben. Halsschild ebenso lang wie der Kopf *dux* sp. n.
- 19 Kopfoberseite auffallend flach, im Umriss eher rechteckig. Scheitel zwischen den Längsfurchen leichter, flach erhaben, über die supraokuläre Feldchen scharf abgegrenzt. Behaarung kurz, ohne längere abstehende Haare *fallax* sp. n.
- Kopfoberseite gewölbt, im Umriss eher trapezoid. Scheitel zwischen den Längsfurchen gewölbt erhaben, gegen die Seiten abgerundet

- deklinierend, ohne deutlichen Seitenrand. Behaarung länger, auf dem Kopf, Halsschild und Abdomen längere abstehende Haare . *mutator* sp. n.
- 20 Scapus mindestens so lang wie $\frac{5}{6}$ der Kopflänge. Kopf hinter den Scheitelgrübchen deutlich erhaben. Punktierung des Halsschildes sehr fein 21
- Scapus kürzer als $\frac{3}{4}$ der Kopflänge 22
- 21 Endglied der Kiefertaster deutlich länger als das 11. Fühlerglied, deutlich mehr als 3 mal länger als breit *antennalis* sp. n.
- Endglied der Kiefertaster ebenso lang wie das 11. Fühlerglied, 2,5 mal länger als breit *frontalis* sp. n.
- 22 Halsschild mit zwei niedrigen subbasalen Höckerchen, teilweise grob punktiert. Kopf auffallend flach, Scheitel am breitesten zwischen den Augen, irregulär punktiert *tuberculata* sp. n.
- Halsschild ohne Höckerchen. Scheitel meistens deutlich gewölbt. 23
- 23 Kopf in der vorderen Hälfte, auch zwischen den Längsfurchen, grob punktiert 24
- Kopf nur hinter den antennalen Tuberkeln grob punktiert 25
- 24 Oberseite des Kopfes im Umriss trapezoid, Scheitel an der breitesten Stelle mehr als um $\frac{1}{4}$ breiter als der Stirnvorderrand. Halsschild sehr fein punktiert. *puncticeps* sp. n.
- Oberseite des Kopfes im Umriss rechteckig, Scheitel an der breitesten Stelle um $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{9}$ breiter als der Stirnvorderrand. Halsschild variabel, mehr oder weniger grob punktiert *variabilis* sp. n.
- 25 Längsfurchen auf dem Scheitel deutlich, die Fläche zwischen ihnen nicht eingedrückt 26
- Scheitel zwischen den Längsfurchen flach eingedrückt, sodass die Furchen nur von aussen abgegrenzt und am Rande der Verflachung nur angedeutet sind *macrops* sp. n.
- 26 Tergit I mit kleinen, jedoch deutlichen inneren Basalfeldchen 27
- Innere Basalfeldchen oder Kielchen des Tergits I völlig reduziert *gracilis* sp. n.
- 27 Längsfurchen gebogen, verlaufen von den Scheitelgrübchen gegen das Niveau des Augenvorderrandes leicht divergierend *murphyi* sp. n.
- Längsfurchen verlaufen von den Scheitelgrübchen proximalwärts gegen das Niveau des Augenvorderrandes gerade, parallel . . . *franzi* sp. n.
- 28 Halsschild nur mit subbasalen Grübchen die mit je einer kurzen, distalwärts verlaufenden Furche verbunden sind, ohne Spur von seitlichen Wölbungen und ohne seitliche Längslinien oder Längsfurchen. Tergit I ohne Längskielchen 29
- Seitenwölbungen des Halsschildes durch je eine eingedrückte Längslinie oder tiefe Längsfurche abgegrenzt. Tergit I mit langen äusseren

- Basalkielchen 30
- 29 Männchen mikrophthalm, Flügeldecken ohne Humeralbeulen, gegen die Basis abgerundet verjüngt *eucera* sp. n.
- Männchen mit flachen aber grossen Augen, die länger als die Schläfen sind. Flügeldecken mit Humeralbeulen, gegen die Basis geradlinig verjüngt *angusticeps* sp. n.
- 30 Seitenwölbungen des Halsschildes schmal, kaum vorragend, durch je eine seicht eingedrückte Längslinie abgegrenzt. Subbasale Grübchen deutlich. Kleinere Art, 1,5 mm lang *browni* sp. n.
- Seitenwölbungen des Halsschildes breit, durch je eine sehr breite und tiefe, gekniete Furche abgegrenzt. Subbasale Grübchen nicht sichtbar. Grössere Art, 1,9 bis 2 mm lang *mussardi* sp. n.

***Mina brevicornis* sp. n.**

Länge 1,1 mm. Behaarung relativ kurz, fast gleichmässig, ohne längere abstehende Haare.

Kopf ein wenig länger als mit den Augen breit (Index 27: 24—25), vom Niveau des Augenhinterrandes proximalwärts allmählich verjüngt, am Augenhinterrand um 1/4 breiter als am Stirnvorderrand (Index 20: 15). Seiten des Scheitels abgerundet, allmählich in die supraokuläre Feldchen übergehend. Scheitelgrübchen tief, mässig gross, ihre Durchmesser ein wenig grösser als die Hälfte der Entfernung zwischen ihnen, ein mittleres, seichteres aber fast so grosses Grübchen, liegt hinter ihnen. Längsfurchen in der distalen Hälfte tief, von innen und von aussen scharf abgegrenzt, proximalwärts etwas divergierend, vorne seicht, hinter dem Niveau der antennalen Tuberkeln bogenförmig miteinander verbunden. Fläche zwischen den Längsfurchen, distalwärts bis gegen das mittlere Grübchen, sehr deutlich erhaben. Punktierung hinter den antennalen Tuberkeln und auf den ganzen Seiten des Scheitels grob, im mittleren Teil der Kopfoberfläche fein bis sehr fein. Letztes Kiefertasterglied relativ kurz und dick, etwas mehr als doppelt so lang wie breit (Index 25: 12). Scapus gerade, fast zylindrisch, viel kürzer als das Endglied der Kiefertaster (Index 17: 25), nicht ganz doppelt so lang wie breit, 1,7 mal länger als der Pedicellus. Glieder 3, 5 und 7 gleich lang, etwa so lang wie breit, etwas länger als 1/3 des Scapus und um 1/6 länger als die gleich langen Glieder 4, 6 und 8. Das 11. Glied 1,3 mal länger als der Scapus.

Halsschild etwa so lang oder ein wenig kürzer als der Kopf, ein wenig breiter als der Kopf mit den Augen, ebenso breit wie lang oder etwas breiter als lang (Index bis 27:25). Schmale und niedrige mediobasale Wölbung endet gegen die Mitte des Halsschildes, durch zwei parallele Längseindrücke begleitet. Subbasale

Grübchen sehr klein, liegen kurz vor dem Basalrand des Halsschildes. Sonst Diskus regelmässig gewölbt, ohne Spur von lateralen eingedrückten Linien oder von Längsfurchen. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken zusammen so breit oder ein wenig breiter als lang (variabel ist die Länge), 1,4 mal breiter als der Halsschild. Seiten ziemlich regelmässig abgerundet, ohne Humeralbeulen. Punktierung wie auf dem Halsschild.

Abdomen etwas feiner punktiert als der Halsschild. Tergit I an der breitesten Stelle etwa so breit wie die Flügeldecken, etwa 1,3 mal breiter als an der Basis, gut 1,6 mal breiter als lang. Äussere basale Feldchen von den Flügeldecken überdeckt, innere sehr klein, in kurze Längskielchen vorgezogen, sie liegen weit voneinander entfernt, die Basis zwischen ihnen leicht eingedrückt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln leicht eingedrückt, Vorderrand bei Dorsalansicht fast gerade. Frontoclypeus mit einem kleinen Höckerchen, dessen Oberrand leicht knopfförmig erweitert ist und Durchmesser etwa 0,018 mm gross ist. Augen klein, doch ziemlich vorragend, etwas kürzer als $\frac{1}{4}$ der Kopflänge, kürzer als die Schläfen (Index 6: 7). Metasternum beiderseits des Eindruckes erhaben, ein spitzes Höckerchen bildend. Sternit VI im mittleren Teil flach, sein Apikalrand wie Abbildung 69. Trochanter II mit winzigem Dorn am apikalen Winkel. Aedoeagus 0,20 mm lang, wie Abbildungen 8 und 9.

Weibchen. Augen viel kleiner, nur wenig länger als die Hälfte der Schläfen, jedoch etwa so vorragend wie bei den Männchen. Flügeldecken etwas kürzer.

Holotypus ♂: Borneo, Sarawak, Semengoh Forest Res., 11 mls SW von Kuching, 2.—3.VII.1968, leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Paratypen: 2 ♀♀ wie Holotypus, aber am 1.—4.VI.1968 gefunden (Mus. Genf); W. Sarawak, Mt. Matang, 1000 ft, 29.I.1914, 1 ♂ und 600 ft, 14.V.1914, 1 ♀ leg. G. E. Bryant (Brit. Mus. N.H. London).

***Mina fossulata* sp. n.**

Länge 1,35—1,4 mm. Behaarung ziemlich lang, Seiten des Halsschildes mit je zwei, Tergite I bis III mit je vier längeren abstehenden Haaren.

Kopf etwa 1,25—1,3 mal länger als der Scheitel an der breitesten Stelle, am Hinterrand der Augen, breit (Index 27—30: 22—23). Scheitel an den Seiten abgerundet, in die supraokuläre Feldchen übergehend, von der breitesten Stelle proximalwärts geradlinig verjüngt. Stirn vorne ziemlich breit, ein wenig breiter als die Hälfte der Kopflänge (Index 16: 27—30). Scheitelgrübchen gross und tief, die Entfernung zwischen ihnen kaum 1,5 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen ziemlich seicht, von aussen schärfer abgegrenzt als von innen, proximalwärts leicht gebogen konvergierend, nur in der Nähe der Scheitelgrübchen kurz parallel verlaufend, auf der eingedrückten Stirn zwischen den antennalen

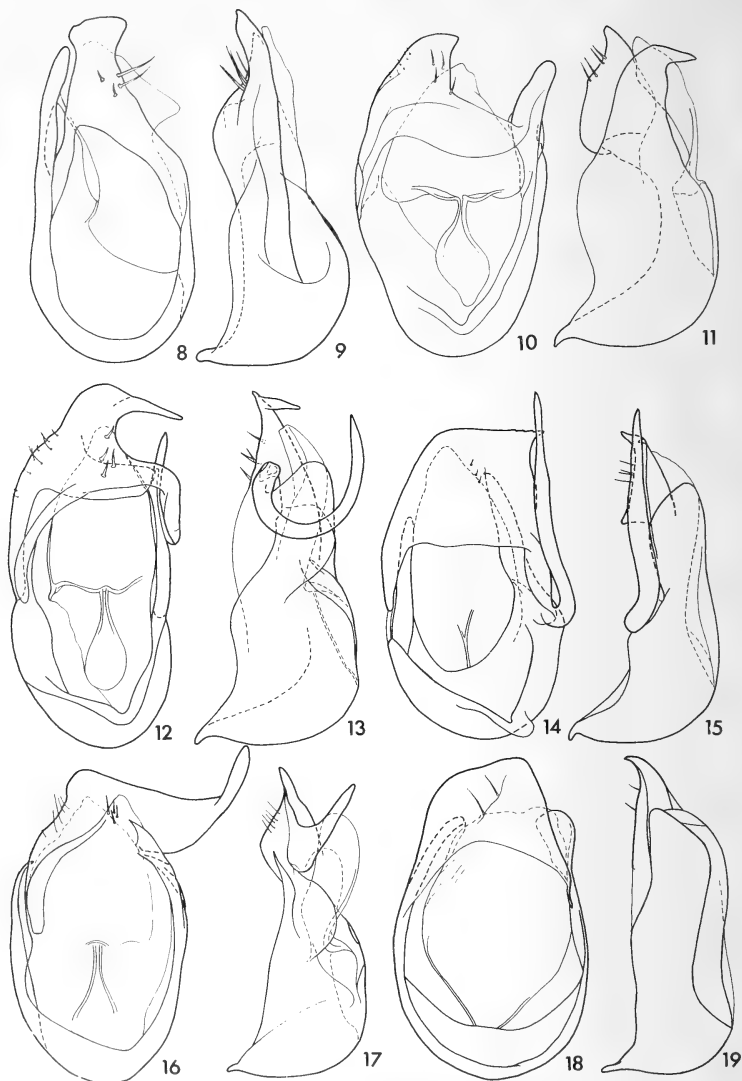


ABB. 8 bis 19

Aedoeagi von *Mina* bei Ventral- und Lateralansicht.

8 und 9. *brevicornis* sp. n., Holotypus; 10 und 11. *fossulata* sp. n., Holotypus; 12 und 13. *soror* sp. n., Holotypus; 14 und 15. *varians* sp. n., 14. Holotypus, 15. Paratypus; 16 und 17. *simulans* sp. n., Paratypus; 18 und 19. *brevipilis* sp. n., Holotypus.

Tuberkeln sehr seicht, nur als eine feine Linie angedeutet und bogenförmig miteinander verbunden. Scheitel zwischen den Längsfurchen leicht, jedoch deutlich erhaben, hinter den Grübchen etwas mehr erhaben. Punktierung kurz hinter den antennalen Tuberkeln grob und dicht, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster 3 mal länger als breit. Scapus so lang wie das Endglied der Kiefertaster, so lang oder etwas länger als die Hälfte der Kopflänge, höchstens 3 mal länger als am Ende breit, 2,5 mal länger als der Pedicellus. Glied 3 etwas länglich, so lang wie die Hälfte des Pedicellus, etwa gleich lang wie das 8. Glieder 4 und 6 kürzer als das 3., deutlich breiter als lang. Glieder 5 und 7 gleich gross, etwa um $\frac{1}{4}$ länger als das 3. Glied 11 ein wenig kürzer als der Scapus (Index 27: 30).

Halsschild so lang oder etwas länger als der Kopf (Index bis 32: 30), ebenso breit, oder kaum breiter als lang. Subbasale Grübchen klein, tief, ihre Umgebung nicht, oder nur davor und dahinter leicht eingedrückt. Sonst Diskus regelmässig gewölbt, ohne Spur von lateralen Längslinien oder Längsfurchen. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken um $\frac{1}{4}$ länger als der Halsschild, zusammen etwas breiter als lang, gegen die Basis abgerundet verjüngt. Punktierung wie auf dem Halsschild.

Abdomen punktiert wie der Halsschild. Tergit I an der breitesten Stelle merklich breiter als die Flügeldecken (Index 45: 42), gut 1,5 mal breiter als an der stark eingeschnürten Basis. Basalfedchen und Kielchen reduziert.

Männchen. Stirn leicht eingedrückt zwischen den antennalen Tuberkeln, ganz vorne deklinierend, Vorderrand in der Mitte leicht abgerundet vorgezogen, deckt eine schmale Exkavation des Frontoclypeus über. Frontoclypeus wenig vorgezogen, sein Vorderrand bei Dorsalansicht sichtbar, in der Mitte erhaben und ein flaches Zähnchen bildend. Augen mässig gross, vorragend, etwa so lang wie $\frac{1}{4}$ der Kopflänge, Schläfen etwa um $\frac{1}{8}$ länger. Flügeldecken in der Regel um 0,02—0,03 mm länger als bei den Weibchen, manchmal mit angedeuteten Humeralbeulen. Trochanter I in der Mitte mit einem winzigen spitzen Zähnchen. Tibia I mit subapikalen Zähnchen an der Innenseite. Sternit VI vor dem apikalen Rand (Abb. 70) leicht eingedrückt. Aedoeagus 0,19 mm lang, wie Abbildung 10 und 11.

Weibchen. Augen kleiner, flacher, etwas länger als die Hälfte der Schläfen.

Holotypus ♂: Borneo, W. Sarawak, Mt. Matang, 2.XII.1913, leg. G. E. Bryant (Brit. Mus. N. H. London).

Paratypen: 10 ♂♂ und 5 ♀♀ wie Holotypus, gefunden aber zwischen XII.1913 und 24.V.1914. Bei 3 Exemplaren liegt die Höhe-Angabe von 600 ft vor (Brit. Mus. N. H. London und Mus. Genf).

Mina soror sp. n.

In den ektoskelettalen Merkmalen sehr ähnlich der Art *fossulata*, weicht in folgenden Punkten ab: Scheitelgrübchen kleiner, die Entfernung zwischen ihnen mindestens doppelt so gross wie ihr Durchmesser. Subbasale Grübchen des Halsschildes liegen in grösseren rundlichen Eindrücken.

Männchen. Frontoclypeus bei Dorsalansicht fast völlig von der Stirn überdeckt und sein flaches Zähnnchen nicht sichtbar. Augen grösser, kaum kürzer als die Schläfen. Subapikalen Zähnnchen der Vordertibien kleiner. Apikalrand des Sternits VI wie bei *fossulata*. Aedoeagus 0,21 mm lang, wie Abbildungen 12 und 13.

Holotypus ♂: Borneo, W. Sarawak, Mt. Matang, I.1914 leg. G. E. Bryant (Brit. Mus. N. H. London).

Paratypen: 3 ♀♀ wie Holotypus, aber gefunden am XII.1913 und I.II.1914 (Brit. Mus. N. H. London und Mus. Genf).

Mina varians sp. n.

Länge 1,2 bis 1,4 mm. Sehr ähnlich der Arten *fossulata* und *soror*. Behaarung etwas kürzer, gleichmässiger, ohne länger abstehende Haare. Scheitelgrübchen noch kleiner als bei *soror*, aber ebenso weit voneinander liegend, Scheitel dahinter kaum erhaben. Halsschild gegen die Basis weniger abgerundet bis fast geradlinig verjüngt, subbasale Grübchen etwas kleiner als bei *fossulata*. Tergit I mit kurzen dreieckigen inneren Basalfeldchen, die relativ nahe aneinander liegen. Äussere Basalfeldchen völlig oder fast völlig von den Flügeldecken überdeckt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln ähnlich wie bei *fossulata* vorgezogen aber mehr deklinierend. Frontoclypeus weniger vorgezogen, sein Vorderrand in der Mitte erhaben, ein kleines Zähnnchen bildend. Bei Dorsalansicht deckt die Stirn das mittlere Teil des Frontoclypeus bis gegen das Zähnnchen über. Augen kleiner als bei *fossulata*, deutlich kürzer als 1/4 der Kopflänge (Index 6: 26—27). Flügeldecken in der Regel kürzer als zusammen breit (Index 37—40: 41—42), ohne Humeralbeulen, bei einem Exemplar sind die Flügeldecken länger und mit deutlichen Humeralbeulen. Metasternum mit auffallend tiefem und breitem mediodistalen Eindruck, das dort liegende Grübchen schlecht sichtbar. Die Seiten des Eindruckes besonders distalwärts stark erhaben, ihr Oberrand mit je einem winzigen Höckerchen versehen. Trochanter I mit einem winzigen Zähnnchen hinter der Basis. Tibia I mit kleinem subapikalen Zähnnchen. Apex der Tibia II an der Innenseite kurzklappig vorgezogen, der Lappen nicht ganz 0,03 mm lang. Sternit VI im mittleren Teil nicht eingedrückt, sein Apikalrand wie bei *fossulata*. Aedoeagus 0,18—0,20 mm lang, wie Abbildungen 14 und 15.

Weibchen. Augen kürzer als $1/5$ der Kopflänge. Flügeldecken scheinen, nach den zwei vorliegenden Exemplaren beurteilend, etwas kürzer zu sein. Index Länge: Breite = 36—38: 42).

Holotypus ♂: Borneo, Sabah, Tawau, Quoin Hill, 750 ft, „Rainforest“, 16.—19.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Paratypen: 10 ♂♂ und 2 ♀♀ wie Holotypus (Mus. Genf).

Die Männchen dieser Art weichen von *fossulata* und *soror* besonders durch die Apikallappen der Tibia II ab.

Mina simulans sp. n.

Länge 1,35—1,4 mm. Sehr ähnlich der Art *soror*, weicht durch den hinter den Scheitelgrübchen nicht erhabenen Scheitel, durch kleinere subbasale Grübchen auf dem Halsschild, bei den Männchen durch den stärker deklinierenden, abgerundet dreieckigen, gegen das Zähnchen des Frontoclypeus ragenden vorderen Teil der Stirn, besonders durch die Form des 0,20 mm langen Aedoeagus (Abb. 16 und 17) ab. Die übrigen sekundären Geschlechtsmerkmale, auch die Form des Apikalrandes des Sternits VI wie bei *fossulata*.

Holotypus ♂: Borneo, Sarawak, Kampong Segu 20 mls SW von Kuching, 4.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Paratypen: 2 ♂♂ und 5 ♀♀ wie Holotypus (Mus. Genf).

Mina brevipilis sp. n.

Länge 1,3 mm. Sehr ähnlich der Art *fossulata*, Behaarung kürzer, regelmässiger, ohne länger abstehende Haare. Kopf etwas schlanker, Scheitelgrübchen kleiner, ähnlich gross wie bei *soror*, die Entfernung zwischen ihnen doppelt so gross wie einer ihrer Durchmesser, dahinter der Scheitel nicht erhaben. Scapus und Pediculus wie bei *fossulata*, Glieder 3 bis 8 etwas länger, das 3. länger als die Hälfte des Pedicellus, Glieder 4 und 6 gleich lang, ebenso lang wie die Hälfte des Pedicellus, Glieder 5 und 7 so lang wie $3/4$ des Pedicellus. Glied 11 etwas kürzer als der Scapus. Halsschild so gross wie bei *fossulata*, etwas breiter als lang (Index 31,5: 30), die subbasalen Grübchen sehr klein, nur wenig grösser als die Scheitelgrübchen, Seiten des Halsschildes vor der Basis konkav abgerundet. Tergit I mit deutlichen, schmalen inneren Basalfeldchen, die in kurze Kielchen übergehen, äussere Basalfeldchen zum Teil freiliegend.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln stark vorgezogen und steil deklinierend, vorderster Teil etwas gewölbt, glatter und durch eine abgerundete Querlinie deutlich abgegrenzt. Frontoclypeus kurz, bei Dorsalansicht von

der Stirn fast völlig überdeckt, ohne Zähnchen oder Höckerchen. Augen ziemlich flach, deutlich kürzer als $1/4$ der Kopflänge, ein wenig kürzer als die Schläfen. Trochanter I in der Mitte mit einem leicht gebogenen Dorn. Tibia I mit winzigem subapikalen Zähnchen. Tibia II am Apex an der Innenseite vorgezogen, einen sehr schmalen, flachen, etwa 0,04 mm langen, distalwärts nicht verjüngten Lappen bildend. Sternit VI mit seichtem medioapikalen Eindruck, sein Apikalrand wie Abbildung 72. Aedoeagus 0,185 mm lang, wie Abbildungen 18 und 19.

Holotypus ♂: Borneo, Sabah, Umas bei Tawau, 20.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Mit dem Holotypus stimmen fast völlig ein zwei Exemplare (♂ und ♀) von Sabah, mi 45 Labuk rd ex Sandakan (Lungmanis), 11.—13.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf). In den ektoskelettalen Merkmalen unterscheiden sie sich nur durch die weiter voneinander liegenden Scheitelgrübchen (Entfernung zwischen ihnen fast 0,07 mm, bei dem Holotypus kaum 0,05 mm), das Männchen durch vier kürzere Borsten auf dem Medianlobus, stat zwei längere wie bei dem Holotypus.

Diese Art weicht von den übrigen Arten, dessen Halsschild regelmässig abgerundet ist und keine Spur von seitlichen Längslinien oder Längsfurchen besitzt, durch die kleinen subbasalen Grübchen auf dem Halsschild und durch die sexuelle Merkmale deutlich ab.

***Mina gracilis* sp. n.**

Länge 1,25—1,3 mm. Behaarung sehr ähnlich jener von *fossulata*.

Kopf ziemlich ähnlich wie bei *soror*, ein wenig kleiner, etwa 1,15 bis fast 1,2 mal länger als an der breitesten Stelle, knapp hinter dem Augenhinterrand, breit (Index 25: 21—22). Scheitel an den Seiten abgerundet, geht in die supraokuläre Feldchen allmählich über, sonst ziemlich flach, in der Mitte hinter den Grübchen kaum erhaben, proximalwärts von der breitesten Stelle fast geradlinig verjüngt. Stirn im Niveau der antennalen Tuberkeln ebenso breit wie bei *fossulata*, etwas breiter als $3/5$ der Kopflänge (Index 16: 25). Scheitelgrübchen ähnlich wie bei *soror*, Entfernung zwischen ihnen doppelt so gross wie einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen so tief oder etwas tiefer als bei *fossulata*, von innen etwa so gut abgegrenzt wie von aussen, ab den Scheitelgrübchen verlaufen sie proximalwärts gerade, parallel oder leicht konvergierend, vorne biegen sie nach innen und werden seichter, zwischen den antennalen Tuberkeln sind sie durch eine gebogene, leicht eingedrückte Linie verbunden. Punktierung kurz hinter den antennalen Tuberkeln grob, auf dem mittleren Teil der Stirn fein, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster etwa 2,8 mal länger als breit (Index 30: 11). Fühler ähnlich wie bei *fossulata*, der Scapus ein wenig schlanker, mehr als 3 mal länger als am Ende breit (Index 30: 9), so lang wie $2/5$ der Kopflänge, Glieder 3, 4 und 6 um $1/7$ bis

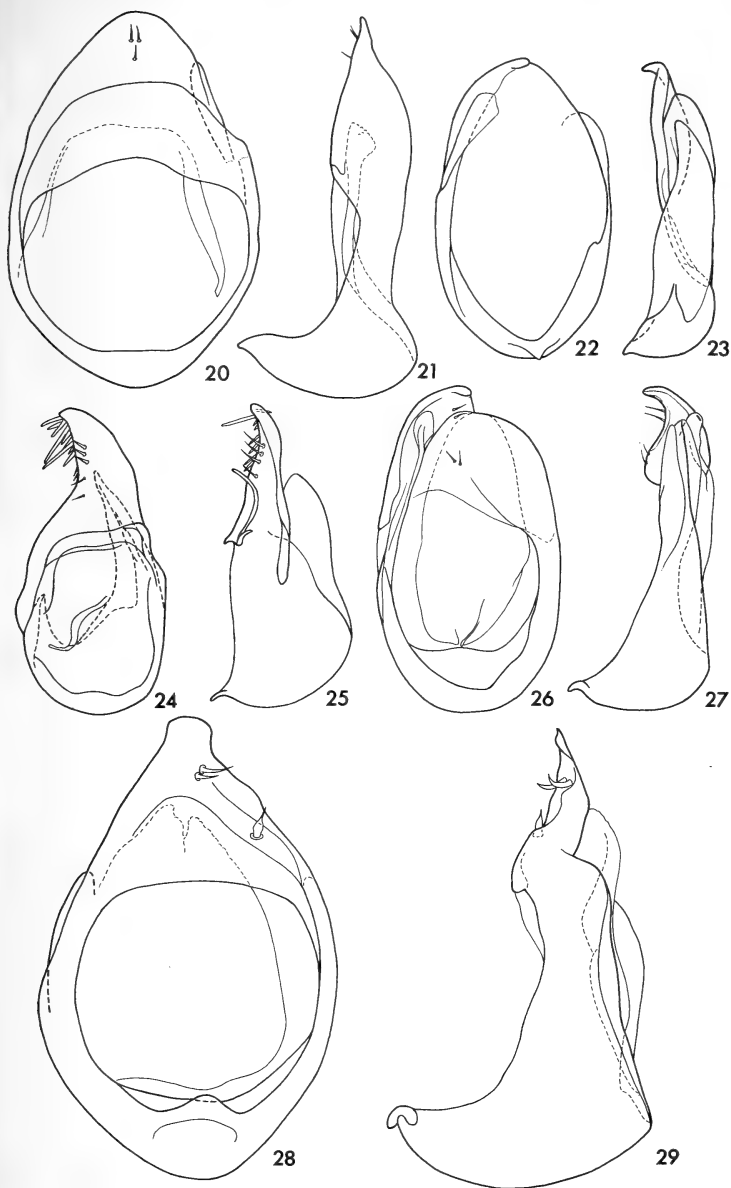


ABB. 20 bis 29.

Aedoeagi von *Mina* bei Ventral- und Lateralansicht.

20 und 21. *nasuta* Raffr., Holotypus; 22 und 23. *rugiceps* Raffr., Holotypus; 24 und 25. *gracilis* sp. n., Paratypus; 26 und 27. *taylori* sp. n., Holotypus; 28 und 29. *franzi* sp. n., Paratypus.

1/6 länger als bei *fossulata*, Glieder 5 und 7 höchstens um 1/4 länger als die anliegende.

Halsschild fast um 1/6 länger als der Kopf, etwas breiter als lang (Index 30: 29), gegen den Hinterwinkel etwas konkav verjüngt. Subbasale Grübchen klein und tief, davor die ziemlich schmale (0,02—0,03 mm), aber sehr deutliche Seitenwölbungen durch je einen vorne verlöschenden Längseindruck abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken um 1/4 breiter, bei Männchen auch um 1/4 länger, als der Halsschild, in der Regel zusammen etwas breiter als lang. Seiten proximalwärts leicht abgerundet, in der Nähe der Basis stärker abgerundet verjüngt. Punktierung etwas gröber als auf dem Halsschild.

Abdomen wie der Halsschild punktiert. Tergit I an der breitesten Stelle so breit wie die Flügeldecken, 1,4 mal breiter als an der Basis; fast so lang wie an der Basis breit. Basalfeldchen reduziert.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln eingedrückt, mässig vorgezogen, leicht deklinierend, Vorderrand abgerundet. Frontoclypeus nicht vorgezogen, mit einem flachen Zähnchen in der Mitte, bei Dorsalansicht von der Stirn, bis auf das Zähnchen, überdeckt. Augen variabel gross, meistens klein, so lang wie 1/5 bis 1/3 der Kopflänge. Flügeldecken ohne Humeralbeulen, bei den grossäugigen Männchen so lang wie breit, sonst etwas kürzer als zusammen breit (Index 39: 40). Trochanter I mit einem winzigen spitzen Höckerchen in der Mitte. Tibia I mit subapikalen Zähnchen. Sternit VI nicht eingedrückt, sein Apikalrand wie bei *fossulata*. Aedoeagus 0,17 mm lang, wie Abbildungen 24 und 25.

Weibchen. Augen etwas kürzer als 1/5 der Kopflänge. Flügeldecken bis um 0,03 mm kürzer.

Holotypus ♂: Borneo, W. Sarawak, Mt. Matang, 17.I.1914 leg. G. E. Bryant (Brit. Mus. N. H. London).

Paratypen: 5 ♂♂ und 14 ♀♀ wie Holotypus, gefunden zwischen XII.1913 und II.1914 (Brit. Mus. N. H. London und Mus. Genf).

***Mina taylori* sp. n.**

Länge 1,35 mm. Habituell und durch die Behaarung ziemlich ähnlich der Art *gracilis*.

Kopf schlanker, um 1/6 länger als bei *gracilis*, etwa um 1/3 länger als der Scheitel an der breitesten Stelle, kurz hinter den Augen, breit. Scheitel ziemlich flach, proximalwärts allmählich verjüngt, an den Seiten abgerundet und in die supraokuläre Feldchen übergehend, hinter den Grübchen deutlich gewölbt. Stirn schmal, im Niveau der antennalen Tuberkeln höchstens so breit wie die Hälfte der Kopflänge. Scheitelgrübchen klein und tief, die Entfernung zwischen ihnen ist

etwa 3 mal so gross wie einer ihrer Durchmesser, zwischen ihnen, im Niveau ihres Hinterrandes oder kurz dahinter liegt ein kleineres mittleres Grübchen. Längsfurchen schmal, ziemlich tief, von aussen schärfer abgegrenzt als von innen, verlaufen proximalwärts geradlinig konvergierend, knapp hinter dem Niveau der antennalen Tuberkeln sind sie miteinander verbunden. Punktierung auf den Seiten der Stirn und des Scheitels von den antennalen Tuberkeln gegen die Scheitelgrübchen grob, sonst fein bis sehr fein. Endglied der Kiefertaster schlank, 3 mal länger als breit. Fühler ähnlich wie bei *gracilis*, Scapus am Ende etwas dicker, um $1/7$ länger, 3,5 mal länger als am Ende breit und länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 35: 32), relativ viel länger als das 11. Glied (Index 35: 27). Glied 5 ebenfalls länger als bei *gracilis*, um $1/3$ länger als die anliegenden Glieder.

Halsschild so lang oder etwas kürzer als der Kopf, ebenso lang wie breit oder etwas kürzer (Index bis 30: 32), gegen die Hinterwinkel fast geradlinig verjüngt. Subbasale Grübchen klein und tief, liegen in einem rundlichen Eindruck. Seitenwölbungen sehr schmal, an der breitesten Stelle nicht breiter als 0,01 mm, durch je eine fein eingedrückte Längslinie abgegrenzt, die proximalwärts verlöscht und nicht in das vordere Drittel der Halsschildlänge reicht. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken bei den Männchen etwa um $1/3$ länger als der Kopf, ebenso lang wie zusammen breit oder etwas kürzer (Index bis 42: 43), proximalwärts abgerundet verjüngt, selten vorne geradlinig verjüngt. Punktierung wie auf dem Halsschild.

Abdomen punktiert wie der Halsschild. Tergit I so lang wie der Halsschild, an der breitesten Stelle etwas breiter als die Flügeldecken (Index 42—44: 41—43), nicht ganz 1,2 mal breiter als die relativ leicht verjüngte Basis. Innere Basalfeldchen sehr klein, nicht in Kielchen vorgezogen, äussere Basalfeldchen ziemlich gross.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln flach eingedrückt, leicht vorgezogen, nicht deklinierend. Vorderrand abgerundet, bei Dorsalansicht der Frontoclypeus fast völlig überdeckt. Frontoclypeus unterhalb des Stirnvorderandes quer ausgerandet, eine kleine Exkavation bildend, ohne Zähnchen oder Höckerchen. Augen klein, so lang wie $1/5$ der Kopflänge, Schläfen fast 1,7 mal länger als die Augen. Flügeldecken ohne Humeralbeulen, etwas länger als bei den Weibchen. Trochanter I mit einem winzigen Höckerchen in der Nähe der Basis. Trochanter II mit einem leicht gebogenen Dorn am Apex. Sternit VI nicht eingedrückt, sein Apikalrand wie Abbildung 73. Aedoeagus 0,18 mm lang, wie Abbildungen 26 und 27.

Weibchen. Augen sehr klein, kürzer als $1/7$ der Kopflänge.

Holotypus ♂: Borneo, Sarawak, Semengoh Forest Res. 11 mls SW von Kuching, 28.—31.V.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Paratypen: 4 ♂♂ und 8 ♀♀ wie Holotypus, gesammelt zwischen 28.V.—3.VII.1968 (Mus. Genf).

Diese Art ist von *gracilis* leicht zu unterscheiden durch den längeren Kopf und Scapus, durch das mittlere Scheitelgrübchen und den dahinter mehr gewölbten Scheitel, durch die schmälere und kürzeren Seitenwölbungen des Halsschildes und durch die sekundären Sexualmerkmale.

***Mina franzi* sp. n.**

Länge 1,3—1,5 mm. Behaarung ähnlich wie bei *fossulata*. Habituell relativ ähnlich der Art *taylori*, jedoch durch viele Merkmale deutlich unterschieden.

Kopf breiter, seine Oberfläche im Umriss ziemlich rechteckig, fast um $1/3$ länger als an der breitesten Stelle, im Niveau des Augenhinterrandes, breit (Index 31: 21), proximalwärts leicht verjüngt, die Stirn bleibt breit und ist im Niveau der antennalen Tuberkeln nur wenig schmaler als der Scheitel (Index 18: 21). Scheitel ziemlich flach, hinten nicht erhaben, am Seitenrand etwas abgerundet, von den schmalen supraokulären Feldchen relativ gut abgegrenzt. Scheitelgrübchen klein und tief, die Entfernung zwischen ihnen 4 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen tief, schmal, verlaufen proximalwärts gerade parallel, scharf von aussen, etwas weniger scharf von innen abgegrenzt, vorne werden sie seichter, kurz hinter den antennalen Tuberkeln biegen sie nach innen und sind bogenförmig miteinander verbunden. Fläche zwischen den Furchen sehr leicht gewölbt. Punktierung hinter den antennalen Tuberkeln bis gegen das Niveau des Augenvorderrandes grob, weniger grob auf der Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster 3 mal länger als breit, etwas länger als das 11. Fühlerglied (Index 36: 35). Fühler länger als bei *taylori*, Scapus so lang wie $2/3$ der Kopflänge, deutlich länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 41: 36), fast 3 mal länger als der Pedicellus, etwa 3,4 mal länger als am Ende breit, seine Aussenseite hinter dem basalen Drittel gerade, sonst ziemlich ähnlich wie bei *fossulata*. Glieder 3, 4, 6 und 8 gleich lang, so lang wie $1/5$ des Scapus, oder das 6. etwas länger. Glieder 3, 4 und 6 gleich breit. Glieder 5 und 7 gleich lang, fast 1,4 mal länger als die anliegenden. Das 11. Glied dopplet so lang oder etwas mehr als doppelt so lang wie breit.

Halsschild länger als der Kopf (Index 34—35: 31), etwas kürzer oder so lang wie breit, gegen die Hinterwinkel kaum abgerundet verjüngt. Subbasale Grübchen klein, ihre Umgebung nicht eingedrückt. Seitenwölbungen bis 0,03 mm breit, durch je eine eingedrückte Längslinie bis nach vorne gut abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken länger als zusammen breit (Index bei ♂♂ 48: 43—44, bei ♀♀ 45: 43—44). Seiten im mittleren Teil wenig angerundet. Punktierung etwas gröber als auf dem Halsschild.

Abdomen wie der Halsschild punktiert. Tergit I kürzer als der Halsschild (Index 27—28: 34—35), an der breitesten Stelle fast so breit, bis deutlich breiter als die Flügeldecken zusammen (Index bis 46: 43) und etwa 1,35 mal breiter als an der Basis. Innere Basalfeldchen sehr klein, nicht in Längskielchen vorgezogen, weit voneinander liegend. Äussere Basalfeldchen deutlich grösser.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln eingedrückt, Vorderrand mässig vorgezogen, abgerundet und deklinierend. Frontoclypeus vorgezogen, bei Dorsalansicht nicht von der Stirn überdeckt, mit kleinem, schlanken Höckerchen in der Mitte. Wand des Frontoclypeus hinter den Höckerchen, unterhalb des Stirnvorderrandes, senkrecht. Augen gross, vorragend, so lang wie $\frac{1}{3}$ der Kopflänge und bis doppelt so lang wie die Schläfen. Flügeldecken ohne Humeralbeulen. Tibia I mit einem winzigen, schlecht sichtbaren subapikalen Dornchen. Trochanter II in der Mitte mit einem kleinen zahnförmigen Höckerchen. Tibia III mit langem apikalen Sporn. Sternit VI breit eingedrückt, sein Apikalrand wie Abbildung 75. Aedoeagus 0,25—0,26 mm lang, wie Abbildungen 28 und 29.

Weibchen. Augen flacher, kleiner, jedoch relativ gross, etwa so lang wie die Schläfen. Flügeldecken bis um 0,03 mm kürzer als bei den Männchen.

Holotypus ♂: Thailand, Tap tie Kien bei Kachong Res. Stat., 80 m, Wald unweit Bach, 20.VIII.1970 leg. H. Franz (coll. H. Franz, Wien).

Paratypen: 5 ♂♂ und 8 ♀♀ wie Holotypus (coll. H. Franz und Mus. Genf).

Mina macrops sp. n.

Länge 1,4 mm. Behaarung kurz, kürzer als bei *fossulata*, und regelmässig, nur auf den Schläfen längere und abstehende Haare.

Kopf schlank, fast so lang wie bei *taylori*, etwa 1,7 mal länger als der Scheitel an der breitesten Stelle breit (Index 29: 17). Scheitel proximalwärts allmählich, leicht verjüngt, an der breitesten Stelle nur ein wenig breiter als die Stirn im Niveau der antennalen Tuberkeln (Index 17: 14), hinter dem Niveau der Scheitelgrübchen sehr deutlich erhaben und gewölbt, davor flach, an den Seiten abgerundet und in die supraokuläre Feldchen übergehend. Scheitelgrübchen ziemlich klein, allmählich vertieft und daher ihre Rände schwer genau festzustellen, ihr Durchmesser etwa so gross wie die Hälfte der Entfernung zwischen ihnen. Von den Grübchen proximalwärts bis gegen den Stirnrand ist der mediane Teil der Oberfläche flach eingedrückt, die gerade und fast parallele Ränder des Eindrucks sind identisch mit den Aussenrändern der Längsfurchen, die in der Nähe der Grübchen angedeutet, sonst völlig verlöscht sind. Punktierung auf den Seiten hinter den antennalen Tuberkeln gegen die Scheitelgrübchen grob, auf der Stirn feiner, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster schlank, 3,3 mal länger als breit. Fühler kürzer als bei *franzi*. Scapus so lang wie $\frac{2}{3}$ der Kopflänge, nicht ganz

1,2 mal länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 40: 34), 3,3 mal länger als der Pedicellus und 4 mal länger als am Ende breit. Pedicellus um $\frac{1}{3}$ länger als breit. Glied 3 so lang wie $\frac{2}{3}$ des Pedicellus. Glieder 4 und 6 gleich lang, etwas kürzer, 5 um $\frac{1}{5}$ länger, 7 nur etwas länger als das 3. Glied 8 nur halb so lang wie der Pedicellus, breiter als lang. Das 11. Glied so lang wie $\frac{3}{4}$ des Scapus und doppelt so lang wie breit.

Halsschild ebenso breit wie lang, etwas länger als der Kopf (Index 32: 29), Seiten gegen die Basis fast regelmässig abgerundet verjüngt. Subbasale Grübchen sehr klein, die Fläche oberhalb ihnen flach eingedrückt. Seitenwölbungen an der breitesten Stelle fast 0,04 mm breit, durch je eine eingedrückte Längslinie, die vor den Seitengrübchen nach unten biegt, deutlich bis nach vorne abgegrenzt. Niedrige mediobasale Längswölbung reicht nach vorne gegen das mittlere Drittel der Halsschildlänge, es ist beiderseits von einem sehr seichten Länseindruck begleitet. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken lang, viel länger als der Halsschild (Index 50: 32), etwas länger als zusammen breit. Humeralbeulen deutlich erhaben, länglich, die Seiten von dort gegen die Basis geradlinig verjüngt. Punktierung sehr fein.

Abdomen wie der Halsschild punktiert. Tergit I kürzer als der Kopf (Index 26: 29), an der breitesten Stelle etwa so breit wie $\frac{4}{5}$ der Flügeldeckenbreite (Index 40: 49) und um $\frac{1}{4}$ breiter als an der Basis, die von den Flügeldecken völlig überdeckt ist.

Männchen. Stirn leicht eingedrückt zwischen den antennalen Tuberkeln, ganz vorne gegen den leicht vorgezogenen, abgerundeten, durch eine niedrige Kante gesäumten Vorderrand stärker deklinierend. Frontoclypeus ohne Höckerchen, leicht vorgezogen, bei Dorsalansicht nur die Mitte des Vorderrandes sichtbar, sonst von der Stirn überdeckt. Augen sehr gross, weit vorragend, länger als $\frac{1}{3}$ der Kopflänge (Index 10,5: 29), fast 1,8 mal länger als die Schläfen. Trochanter II mit kurzem, geraden Dörnchen hinter der Mitte. Sternit VI mit scharf abgegrenztem kleinen queren medioapikalen Eindruck, sein Apikalrand wie Abbildung 76. Aedoeagus 0,22 mm lang, wie Abbildungen 30 und 31.

Weibchen nicht bekannt.

Holotypus ♂: Borneo, Sabah, Sibuga Forest Res. nr. Sandakan, 9.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

***Mina velaris* sp. n.**

Länge 1,5—1,6 mm. Behaarung ähnlich wie bei *fossulata* aber ohne längere abstehende Haare.

Kopf etwa um $\frac{1}{3}$ länger als im Niveau der antennalen Tuberkeln breit (Index 32—34: 20—22). Oberseite im Umriss rechteckig, abgesehen von den

abgerundet verjüngten Schläfen. Scheitel gewölbt, an den Seiten abgerundet und in die supraokuläre Feldchen übergehend, am breitesten im Niveau des Augenhinterrandes, dort so breit, oder kaum merkbar breiter als die Stirn mit den antennalen Tuberkeln, proximalwärts gegen das Niveau des Augenvorderrandes nur sehr wenig verjüngt. Scheitelgrübchen klein, die Entfernung zwischen ihnen 4 mal grösser als einer ihrer Durchmesser, mittleres Grübchen kleiner und sehr seicht, liegt zwischen oder ein wenig vor ihnen. Längsfurchen auf dem Scheitel verlöscht, auf der Stirn sehr fein, vorne miteinander verbunden. Punktierung an den Seiten hinter den antennalen Tuberkeln bis etwa gegen das Niveau des Augenvorderrandes grob, sonst fein bis sehr fein. Endglied der Kiefertaster fast 3 mal länger als breit (Index 35: 12). Scapus verhältnismässig dick, distalwärts wenig verdickt, etwa 3,1 mal länger als am Ende breit (Index 44: 13), etwa so lang oder länger als $\frac{2}{3}$ der Kopflänge, 3,1 mal länger als der Pedicellus, dieser 1,5 mal länger als breit. Glieder 3, 4 und 6 gleich lang, kaum länger als $\frac{1}{5}$ des Scapus, gleich breit oder das 6. etwas breiter. Glieder 5 und 7 gleich oder das 7. etwas breiter, 1,2 mal länger als das 3. Glied 8 etwas kürzer als das 7., etwas schmaler bis ebenso breit wie lang. Glied 11 etwa 2,2 mal länger als breit, kürzer als der Scapus (Index 35: 44).

Halsschild ein wenig länger als der Kopf, etwas breiter als lang (Index 36—38: 35—37), gegen die Hinterwinkel leicht konvex abgerundet verjüngt. Subbasale Grübchen klein und tief, liegen in einem rundlichen Eindruck. Seitenwölbungen sehr schmal, durch je eine leicht eingedrückte Längslinie, die noch hinter dem proximalen Viertel der Halsschildlänge verlöscht (bei dem Holotypus erreicht sie kaum das proximale Drittel), abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken lang, etwa 1,4 mal länger als der Halsschild und etwas länger als zusammen breit (Index 49—52: 46—49), gegen die Basis abgerundet verjüngt, ein wenig gröber punktiert als der Halsschild.

Abdomen sehr fein punktiert. Tergit I variabel gross, ein wenig schmaler als die Flügeldecken, an der breitesten Stelle kaum 1,3 mal breiter als an der Basis, deutlich kürzer als der Kopf (Index 25—29: 32—34). Innere Basalfeldchen gross, dreieckig, nicht in Kielchen vorgezogen, die Basis zwischen ihnen leicht eingedrückt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln eingedrückt und deklinierend, sein Vorderrand in den äusseren Dritteln gerade, in der Mitte kurz vorgezogen, der Rand dort feinkantig erhaben, kaum abgerundet. Frontoclypeus darunter senkrecht, sein Rand unten leicht vorgezogen, abgerundet; ohne Höckerchen oder Zähnnchen. Augen gross, vorragend, ein wenig kürzer als $\frac{1}{3}$ der Kopflänge, etwa 1,4 mal länger als die Schläfen. Flügeldecken ohne Humeralbeulen, etwas länger als bei den Weibchen. Trochanter I mit einem ziemlich starken Dorn hinter der Basis. Sternit VI mit einem quer mediobasalen Eindruck, sein Apikalrand wie Abbildung 77. Aedoeagus 0,25 mm lang, wie Abbildungen 32 und 33.

Weibchen. Augen relativ ziemlich gross, etwa so lang wie $\frac{3}{4}$ der Schläfen.

Holotypus ♂: Borneo, Sabah, Tawau/Quoin Hill, 750 ft, 16.—19.VI.1968
leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Paratypen: 1 ♂ und 2 ♀♀ wie Holotypus (Mus. Genf).

***Mina variabilis* sp. n.**

Länge 1,45—1,55 mm. Habituell ähnlich der Art *velaris*, Behaarung kaum länger.

Kopf etwas kürzer, Stirn und Scheitel so breit wie bei *velaris*, Oberseite im Umriss rechteckig. Längsfurchen gut entwickelt, von den Scheitelgrübchen verlaufen sie proximalwärts etwas divergierend, fast geradlinig, vorne biegen sie nach innen, zwischen den antennalen Tuberkeln sind sie bogenförmig miteinander verbunden. Ohne mittlere Scheitelgrübchen. Schmale supraokuläre Feldchen senkrecht, deutlich von den Seiten des Scheitels abgegrenzt. Punktierung überwiegend mehr oder weniger grob, fein nur auf dem medianen Teil der Stirn und hinter dem Niveau der Scheitelgrübchen. Endglied der Kiefertaster wie bei *velaris*, Fühler deutlich kürzer. Scapus ähnlicher Form wie bei *velaris*, aber um $\frac{1}{4}$ kürzer, so lang wie das Endglied der Kiefertaster, ein wenig länger als die Hälfte der Kopflänge, fast 3 mal länger als am Ende breit (Index 35: 12). Pedicellus kaum länger als $\frac{1}{3}$ des Scapus, um $\frac{1}{4}$ länger als breit. Glieder 3, 4 und 8 etwa gleich lang, so lang wie $\frac{2}{3}$ des Pedicellus. Glieder 5 und 7 gleich gross, etwas länger, Glied 6 etwas kürzer als das 3. Glied 11 kürzer als der Scapus (Index 32: 35), 2,2 mal länger als breit.

Halsschild etwas breiter als lang (Index 36:35), ein wenig länger als der Kopf (Index 35: 32). Subbasale Grübchen klein, tief, ihre Umgebung nicht eingedrückt. Seitenwölbungen etwa wie bei *velaris* sehr schmal und durch je eine leicht eingedrückte, jedoch weiter proximalwärts reichende Längslinie abgegrenzt. Seiten gegen die Basis konvex abgerundet verjüngt. Punktierung entsprechend jener des Kopfes, variabel, ausgesprochen grob bis fein.

Flügeldecken etwas kürzer bis etwas länger als zusammen breit (Index bei ♂♂ 46—48: 47, bei ♀♀ 43: 45), gegen die Basis abgerundet verjüngt. Punktierung ziemlich fein, bei Exemplaren mit fein punktiertem Halsschild gröber als dort.

Abdomen ein wenig feiner punktiert als die Flügeldecken. Tergit I variabel lang, immer deutlich kürzer als der Kopf (Index 24—27: 32), an der breitesten Stelle ein wenig schmaler als die Flügeldecken und etwa 1,2 bis fast 1,3 mal breiter als an der Basis. Äussere Basalfeldchen gross, innere viel kleiner als bei *velaris*, schmal, manchmal in kurze Kielchen vorgezogen.

Männchen. Stirn ähnlich wie bei *velaris*, die Mitte des Vorderrandes steiler deklinierend, nur ganz kurz vorgezogen, quer, ebefalls durch eine feine Kante

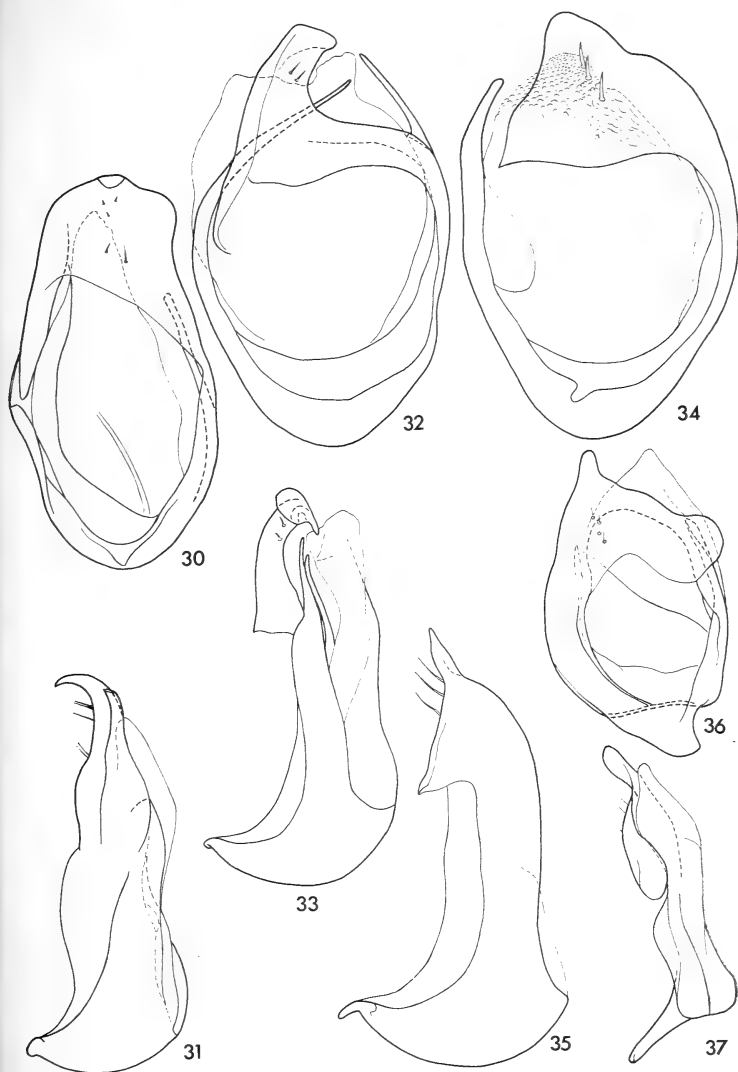


ABB. 30 bis 37.

 Aedoeagi von *Mina* bei Ventral- und Lateralansicht.

30 und 31. *macrops* sp. n., Holotypus; 32 und 33. *velaris* sp. n., 32. Holotypus, 33. Paratypus;
 34 und 35. *variabilis* sp. n., Paratypus von „Labuk rd.“; 36 und 37. *puncticeps* sp. n., Paratypus.

gesäumt. Frontoclypeus deutlich weiter vorragend als bei *velaris*, sein Rand in der Mitte erhaben, ein flaches Zähnnchen bildend. Augen gross, etwas kleiner als bei *velaris*, ein wenig länger als $1/4$ der Kopflänge, etwa 1,3 mal länger als die Schläfen. Flügeldecken ohne Humeralbeulen. Trochanter I mit einem kurzen Zähnnchen in der Mitte. Trochanter II mit etwas kleinerem, subapikalen Zähnnchen. Sternit VI im mittleren Teil tief eingedrückt, sein Apikalrand wie Abbildung 78. Aedoeagus 0,24—0,25 mm lang, wie Abbildungen 34 und 35.

Weibchen. Augen etwas länger als $1/5$ der Kopflänge. Flügeldecken kleiner.

Holotypus ♂: Borneo, Sabah, 43 mi Labuk rd ex Sandakan (Lungmanis), 13.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Paratypen: wie Holotypus 1 ♂ und 2 ♀♀, weiter wie Holotypus aber von 45 mi Labuk rd ex Sandakan 1 ♂ und 1 ♀; Sepilok Forest Res. nr Sandakan, 8.VI.1968 leg. R. W. Taylor, 1 ♂ und 2 ♀♀ (alles Mus. Genf).

***Mina puncticeps* sp. n.**

Länge 1,5—1,6 mm. Behaarung relativ kurz, ziemlich anliegend und gleichmässig, ohne längere abstehende Haare.

Kopf fast 1,35 mal länger als der Scheitel an der breitesten Stelle breit (Index 35: 26), die Oberseite im Umriss trapezoid, abgesehen von den abgerundet verjüngten Schläfen. Scheitel mässig gewölbt, am breitesten kurz hinter dem Niveau des Augenhinterrandes, von dort proximalwärts stark verjüngt. Stirn viel schmaler, im Niveau der antennalen Tuberkeln etwa so breit wie $2/3$ der maximaler Scheitelbreite (Index 17: 26). Scheitelwölbung regelmässig, die abgerundeten Seiten gehen in die supraokuläre Feldchen über. Scheitelgrübchen tief, ziemlich klein, die Entfernung zwischen ihnen kaum 2,5 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen sehr seicht, schmal, verlaufen proximalwärts gerade parallel miteinander, auf der Stirn sind sie bogenförmig verbunden. Schläfen lang. Punktierung von Stirnvorderrand gegen die Scheitelgrübchen, an den Seiten des Scheitels bis gegen das Niveau des Augenhinterrandes grob, dahinter fein bis sehr fein. Endglied der Kiefertaster schlank, etwa 3,2 mal länger als breit. Scapus lang, distalwärts allmählich verdickt, 4,1 mal länger als am Ende breit, etwa so lang wie $3/5$ der Kopflänge, viel länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 45: 35). Pedicellus ein wenig länger als $1/4$ des Scapus, um $1/3$ länger als breit. Glieder 3 und 7 gleich lang, so lang wie $2/3$ des Pedicellus. Glieder 4 und 6 gleich, etwas kürzer, 5 um $1/5$ länger, 8 um $1/3$ kürzer als das 3. Glied 11 doppelt so lang wie breit, viel kürzer als der Scapus (Index 32: 45).

Halsschild kürzer als der Kopf, ein wenig breiter als lang (Index 34: 32), gegen die Basalwinkel zu geradlinig verjüngt. Subbasale Grübchen klein und tief, liegen im grösseren laterobasalen Eindruck. Seitenwölbungen bis 0,035 mm

breit, durch je eine tiefere Längsfurche, die von dem laterobasalen Eindruck bis nach vorne reicht, sehr deutlich abgegrenzt. Seiten des Diskus an den Furchen schmal senkrecht. Mediobasale Wölbung schmal, etwas höher und länger als bei *macrops*, reicht proximalwärts fast gegen die Mitte des Halsschildes, beiderseits durch einem seichten Längseindruck begleitet. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken viel länger als der Halsschild, etwas länger als breit (Index bei ♂♂ 51: 49, bei ♀♀ 46: 45), gröber punktiert als der Halsschild.

Abdomen ähnlich sehr fein wie der Halsschild punktiert. Tergit I ebenso lang wie der Halsschild und so lang wie an der Basis breit, an der breitesten Stelle etwa 1,4 mal breiter (Index 32: 44). Innere Basalfeldchen sehr klein, in ziemlich lange Längskielchen vorgezogen, die Basis zwischen ihnen leicht, ausserhalb von ihnen tiefer eingedrückt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln leicht flach eingedrückt, Vorderrand nicht vorgezogen, in der Mitte leicht konkav. Frontoclypeus in mittleren Teil mit einer vorragenden, scharf abgegrenzten, glatten Fläche, deren untere, horizontal liegende halbkreisförmige Hälfte einen rechten Winkel mit der oberen, vertikalen, ebenfalls halbkreisförmigen Hälfte schliesst. Diese Fläche ist etwa 0,06 mm breit, ihr unterer Rand ragt über und vor dem Rand des Frontoclypeus, ihr oberer Rand ist vom Stirnrand durch eine Furche getrennt. Augen gross, etwa so lang wie 1/4 der Kopflänge, die Schläfen ein wenig länger (Index 11: 9). Flügeldecken länger und breiter, mit deutlich länglichen Humeralbeulen, von dort gegen die Basis geradlinig verjüngt. Basalwinkel des Trochanter I rechtwinklig, mit einem kurzen spitzen Zähnchen versehen. Sternit VI mit grossem und tiefem Eindruck, der das mediane Drittel einnimmt, sein Apikalrand wie Abbildung 79. Aedoeagus 0,14 mm lang, wie Abbildungen 36 und 37.

Weibchen. Augen sehr klein, so lang wie 1/7 der Kopflänge, kürzer als die Hälfte der Schläfen. Flügeldecken ohne Humeralbeulen, gegen die Basis abgerundet verjüngt.

Holotypus ♂: Borneo, Sarawak, Kampong Segu 20 mls SW von Kuching, 4.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Paratypen: 1 ♂ und 2 ♀♀ wie Holotypus (Mus. Genf).

***Mina murphyi* sp. n.**

Länge 1,5 mm. Habituell ziemlich ähnlich der Art *variabilis*, abgesehen von der viel feineren Punktierung, deutlich längerer und spärlicherer Behaarung. Reihen von 4 längeren Haare auf den Tergiten I bis III.

Kopf so lang wie bei *variabilis*, Scheitel ein wenig breiter, an der breitesten Stelle deutlich breiter als die Stirn im Niveau der antennalen Tuberkeln (Index 23: 20), die Oberseite im Umriss daher eher trapezoid als rechteckig scheinend. Scheitel

gewölbt, an den Seiten angerundet, jedoch nicht in die schmalen, senkrechten, supraokulären Feldchen übergehend, hinten nicht erhaben. Scheitelgrübchen tief, klein, die Entfernung zwischen ihnen 4 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen tief, von aussen schärfer abgegrenzt als von innen, sie verlaufen proximalwärts etwas divergierend, fast geradlinig, biegen vorne nach innen, werden feiner und sind bogenförmig miteinander verbunden. Die Fläche zwischen ihnen, ausser des vorderen, deklinierenden Teils, deutlich höher gewölbt als die Seiten des Scheitels. Punktierung kurz hinter den antennalen Tuberkeln grob, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster fast 2,8 mal länger als breit (Index 36: 13). Fühler ähnlich wie bei *velaris*. Scapus kaum länger, viel länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 45: 36), an der Basis schlanker und gegen die Mitte stärker verdickt, am Ende ebenso breit. Pedicellus etwas kürzer, etwas länger als 1/4 des Scapus, etwa 1,4 mal länger als breit. Glieder 3 und 5 etwas länger, 8 und 11 etwas kürzer als bei *velaris*. Glieder 4, 6 und 8 gleich lang, 3 etwas, 5 und 7 um 1/4 länger als das 4. Glied 11 viel kürzer als der Scapus (Index 32: 45).

Halsschild länger als der Kopf (Index 35: 32 bis 37: 35), so breit wie lang oder etwas breiter, gegen die Basis geradlinig oder kaum konvex abgerundet, verjüngt. Subbasale Grübchen tief, sehr klein, kaum merkbar grösser als die Scheitelgrübchen, ihre Umgebung etwas, sehr flach eingedrückt. Seitenwölbungen sehr schmal, ähnlich wie bei *variabilis*, durch je eine leicht eingedrückte Längsline, die vorne verlöscht, abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken etwa 1,4 mal länger als der Halsschild (Index 50: 35 bis 51: 37), etwas kürzer oder ebenso lang wie zusammen breit, gegen die Basis abgerundet verjüngt. Punktierung etwas gröber als auf dem Halsschild.

Abdomen sehr fein punktiert. Tergit I variabel lang, kürzer als der Kopf (Index 22: 32 bis 27: 33), an der breitesten Stelle ein wenig schmaler als die Flügeldecken, etwa um 1/4 breiter als an der Basis (Index 48: 36—38). Basale Feldchen nur bei Männchen frei sichtbar, sehr kurz und breit, nicht Kielchen bildend.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln eingedrückt und deklinierend, Vorderrand gerade. Frontoclypeus ziemlich ähnlich wie bei *puncticeps*. Die glatte, vorragende Fläche in der Mitte ist aber nur oben und unten scharf abgegrenzt, der untere horizontal liegende Teil ist abgerundet dreieckig, geht allmählich in das obere vertikale Teil über, dessen Rand von einer schmalen und seichteren Furche als bei *puncticeps* vom Stirnrand getrennt ist. Augen gross, ein wenig kürzer als 1/3 der Kopflänge, etwas länger als die Schläfen (Index 9: 8). Flügeldecken ohne Humeralbeulen, nur etwas länger als bei den Weibchen. Trochanter I und II etwa in der Mitte mit einem kurzen spitzen Zähnchen. Tibia I mit einem winzigen subapikalen Zähnchen. Sternit VI tief quer eingedrückt, sein Apikalrand ziemlich ähnlich wie bei *variabilis*, aber nur etwas konkav ausgerandet. Aedoeagus 0,24 mm lang, wie Abbildungen 38 und 40.

Weibchen. Augen relativ gross, ein wenig kürzer als die Schläfen. Ohne freisichtbare Basalfeldchen auf dem Tergit I.

Holotypus ♂: Malaya, Selangor, Gombak, vicinity of Univ. of Malaya, Field Stat., 9.II.1967 leg. D. H. Murphy (Mus. Genf).

Paratypen: 3 ♀♀ wie Holotypus (Mus. Genf).

Drei Männchen und ein Weibchen von Malaya, Perak, Kledang hills 5 mls W von Ipoh, 5.VIII.1964 leg. D. H. Murphy (Mus. Genf) weichen durch die weiter distalwärts reichend grobe Punktierung auf den Stirnseiten, durch längere Seitellinien des Halsschildes und besonders durch die Form des Distalteiles des Medianlobus (Abb. 39) ab. Es scheint, dass diese Unterschiede eine taxonomische Bedeutung haben. Mehr Material wird benötigt, um diese Frage zu klären.

***Mina sulcicollis* sp. n.**

Länge 1,4—1,5 mm. Behaarung lang, spärlich, zwei Paare auffallend langer Haare auf dem Kopf, davon das hintere ziemlich weit hinter dem Niveau der Scheitelgrübchen liegend, zwei Paare auf den Seiten des Halsschildes und je vier auf den Tergiten I bis III.

Kopf, abgesehen vom Frontoclypeus, mässig lang, Oberseite im Umriss ziemlich trapezoid. Scheitel an der breitesten Stelle, hinter dem Niveau des Augenhinterrandes, etwa 1,2 mal breiter als die Stirn mit den antennalen Tuberkeln (Index bei ♂♂ 25: 21, bei ♀♀ 23: 19—24: 20); Mediandrittel, zwischen den Längsfurchen und hinter den Grübchen, deutlich gewölbt und erhaben; seitlich flach, Seitenrand relativ scharf, die supraokuläre Feldchen oben sehr deutlich abgegrenzt. Scheitelgrübchen mässig gross, die Entfernung zwischen ihnen 3 mal so gross wie einer ihrer Durchmesser, zwischen ihnen liegt das ziemlich tiefe mittlere Grübchen. Längsfurchen tief, von innen und aussen scharf abgegrenzt, sie verlaufen proximalwärts gerade, parallel miteinander, vorne, noch ziemlich weit vom Seitenrand, sind die durch eine feinere quere Furche verbunden. Punktierung hinter den antennalen Tuberkeln gegen das Niveau des Augenvorderrandes grob, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster 2,5 mal länger als breit. Scapus an der Innenseite im basalen Drittel stärker konkav verjüngt, dahinter fast gleichmässig dick, etwa 3,2 mal länger als am Ende breit, deutlich länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 42: 35), etwa so lang wie $\frac{2}{3}$ der Kopflänge. Pedicellus etwas länger als $\frac{1}{3}$ des Scapus (Index 15: 42), fast 1,7 mal länger als breit oder als das 3. Glied. Glieder 3 und 4 gleich gross oder das 4. etwas kürzer, Glieder 5 und 6 etwas, 7 und 8 deutlich breiter. Glieder 5 und 7 gleich lang, etwa 1,2 mal länger als das 3., Glieder 6 und 8 gleich lang, um $\frac{1}{8}$ kürzer als das 3. Das 11. Glied 2,3—2,4 mal länger als breit, kürzer als der Scapus (Index 36—37: 42).

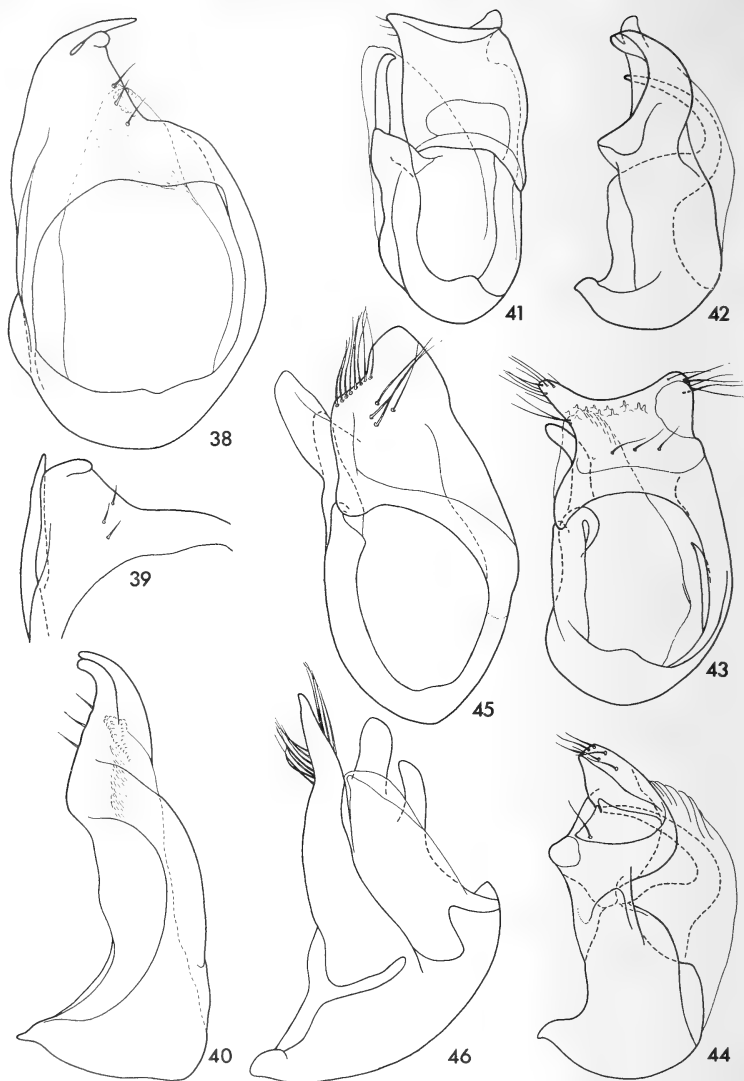


ABB. 38 bis 46.

Aedoeagi von *Mina* bei Ventral- und Lateralansicht.

38 und 40. *murphyi* sp. n., Holotypus; 39. *murphyi* von Kledang hills, Distalteil des Medianlobus;
 41 und 42. *sulcicollis* sp. n., Holotypus; 43 und 44. *mutator* sp. n., Paratypus; 45 und 46. *elegans*
 Raffr., Lectotypus.

Halsschild länger als der Kopf (Index bei ♂♂ 36—38: 33—34, bei ♀♀ 34—36: 30—31), so lang wie breit oder etwas länger, die Seiten gegen die Basis geradlinig oder etwas konkav abgerundet, verjüngt. Subbasale Grübchen gross und tief. Seitenwölbungen breit, bis 0,045 mm, durch je eine tiefe Längsfurche, die bis nach vorne reicht, sehr gut abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken bei ♂♂ deutlich, bei ♀♀ etwas länger als zusammen breit (Index bei ♂♂ 48—49: 44—45, bei ♀♀ 44—45: 43—44), etwa 1,2—1,35 mal länger als der Halsschild. Punktierung ein wenig gröber als auf dem Halsschild.

Abdomen kaum feiner punktiert als die Flügeldecken. Tergit I ziemlich klein, bei ♂♂ höchstens so lang, bei ♀♀ etwas länger als die Hälfte der Flügeldecken, bei ♂♂ an der breitesten Stelle bedeutend schmaler als die Flügeldecken (Index 38—39: 44—45), bei ♀♀ breiter, nur etwas schmaler als die Flügeldecken (Index 42—43: 43—44). Basis stark eingeschnürt, Basalbreite wenig variabel, gleich in beiden Geschlecht. Innere Basalfeldchen reduziert, äussere von den Flügeldecken überdeckt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln stark deklinierend, flach, Vorderrand breit konkav abgerundet. Frontoclypeus stark vorgezogen, im Prinzip ähnlich wie bei *puncticeps*, mit einer kurz vorragenden, scharf abgegrenzten rundlichen Fläche in der Mitte. Diese ist 0,056 mm lang und 0,050 mm breit, vorne ist sie horizontal und ragt über und vor den Rand des Frontoclypeus, distalwärts ist sie schräg nach oben gerichtet. Augen länger als 1/4 der Kopflänge, etwa 1,3 mal länger als die Schläfen. Flügeldecken mit sehr niedrigen, länglichen Humeralbeulen, von dort gegen die Basis fast geradlinig verjüngt. Trochanter II mit einem ziemlich langen Dorn in der Mitte, Trochanter III mit einem ähnlichen Dorn nahe des Basalwinkels und einem zweiten vor dem Apikalwinkel. Tibia III gegen die Mitte verdickt, dahinter verjüngt, im distalen Viertel viel schlanker als davor. Die Mitte des Sternits VI eingedrückt, Apikalrand wie Abbildung 81. Aedoeagus 0,18 mm lang, wie Abbildungen 41 und 42.

Weibchen. Augen so lang wie die Schläfen. Flügeldecken kürzer, gegen die Basis abgerundet verjüngt. Tergit I breiter.

Holotypus ♂: Malaya, Selangor, Gombak, vicinity of Univ. of Malaya, Field Stat., 9.II.1967 leg. D. H. Murphy (Mus. Genf).

Paratypen: 5 ♂♂ und 13 ♀♀ wie Holotypus (Mus. Genf und Brit. Mus. N.H. London).

***Mina mutator* sp. n.**

Länge 1,6 mm. Behaarung kürzer und dichter als bei *sulcicollis*, die längere abstehende Haare auf dem Kopf, Halsschild und auf den Tergiten I bis III wie bei *sulcicollis*.

Kopf ähnlich wie bei *sulcicollis*, Scheitel an der breitesten Stelle ein wenig breiter, etwa 1,3 mal breiter als die Stirn mit den antennalen Tuberkeln (Index 27: 20—21), seitlich abgerundet und in die supraokulären Feldchen übergehend, deshalb Kopfoberseite im Umriss nicht trapezoid scheinend. Wie bei *sulcicollis* ist der mediane Teil des Scheitels gewölbt und erhaben. Scheitelgrübchen sind kleiner, die Entfernung zwischen ihnen ist 4 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Grobe Punktierung geht auch auf den vorderen Teil der Stirn, zwischen die antennalen Tuberkeln, über. Endglied der Kiefertaster länger, mehr als 3 mal länger als breit (Index 44: 14). Fühler, besonders Scapus, länger. Scapus distalwärts allmählich verdickt, etwa 3,3 mal länger als am Ende breit, länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 50: 44), etwa so lang wie 5/7 der Kopflänge. Pedicellus etwas kürzer als 1/3 des Scapus, 1,6 mal länger als breit. Glieder 3, 4, 5 und 7 etwas länger, 7 und 8 etwas breiter als bei *sulcicollis*.

Halsschild etwas länger als der Kopf (Index 37: 34—35), etwas breiter als lang (Index 38—39: 37). Seiten gegen die Basis sehr leicht konkav abgerundet bis geradlinig verjüngt. Subbasale Grübchen tief, mässig gross. Seitenwölbungen bei Dorsalansicht kaum deutlich, durch je eine feine, seichte, proximalwärts verkürzte Längslinie (Lateralansicht) abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken etwas länger als zusammen breit (Index bei ♂♂ 50: 47—48, bei ♀ 50:49), gegen die Basis leicht abgerundet verjüngt. Punktierung deutlich gröber als auf dem Halsschild.

Abdomen feiner als die Flügeldecken, jedoch merklich gröber als der Halsschild punktiert. Tergit I breiter als bei *sulcicollis*, an der breitesten Stelle etwa 1,3 mal breiter als an der Basis (Index bei ♂♂ 46: 37, bei ♀ 50: 38), bei ♂♂ etwas schmaler, bei ♀ etwas breiter als die Flügeldecken. Wie bei *sulcicollis* sind die inneren Basalfeldchen reduziert, die äusseren von den Flügeldecken überdeckt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln wie bei *sulcicollis* stark deklinierend, jedoch durch die grobe Punktierung deutlich vom glatten Frontoclypeus abgegrenzt. Frontoclypeus vorgezogen, in der Mitte mit einem Höckerchen versehen, dessen Oberseite erweitert ist und eine kleine, 0,037 mm breite, schräg liegende, vorne verjüngt abgerundete Fläche bildet. Augen etwas flacher als bei *sulcicollis*. Flügeldecken ohne Humeralbeulen. Trochanter II mit winzigem subapikalen Dörnchen. Sternit VI mit tiefem mittleren Eindruck, sein Apikalrand wie Abbildung 82. Aedoeagus 0,18—0,19 mm lang, wie Abbildungen 43 und 44.

Weibchen. Vorderrand der Stirn in der Mitte kurz vorgezogen, abgerundet. Augen so lang wie 2/3 der Schläfen.

Holotypus ♂: Malaya, Selangor, Genting Simpah, 6000 ft, II.1968 leg. D. H. Murphy (Mus. Genf).

Paratypen: 2 ♂♂ und 1 ♀ wie Holotypus (Mus. Genf).

Mina tuberculata sp. n.

Länge 1,5—1,6 mm. Behaarung lang, zwei Paare auffallend längerer, absteigender Haare am Kopf, davon das hintere Paar ragt vom Scheitelrand, weit hinter dem Niveau des Augenhinterrandes, ähnliche drei Paare auf den Seiten des Halsschildes, zwei Reihen von vier Haare auf dem Tergit I, je eine Reihe auf den Tergiten II bis IV.

Kopfoberseite im Umriss abgerundet rechteckig, Scheitel am breitesten zwischen den Augen, dort nur etwa 1,2 mal breiter als die Stirn mit den antennalen Tuberkeln, auffallend flach, jedoch im medianen Teil deutlich erhaben und gewölbt. Seiten des Scheitels scharf abgegrenzt, schliessen einen fast rechten Winkel mit den senkrechten supraokulären Feldchen und mit den oben senkrechten Schläfen. Scheitelgrübchen sehr klein und tief, die Entfernung zwischen ihnen etwa 6 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen tief, von aussen noch deutlicher abgegrenzt als von innen, verlaufen proximalwärts etwas divergierend und sehr leicht gebogen, vorne werden sie sehr seicht und sind bogenförmig miteinander verbunden oder verlöschen und sind dann nicht verbunden. Knapp vor den Augen, zwischen dem clypealen und supragenalen Kielchen verläuft vertikalwärts ein Kielchen. Schläfen sehr lang, mit einem kurzen Längskielchen versehen, dass von der Mitte des Augenhinterrandes distalwärts verläuft. Ein längeres Kielchen geht vom unteren Rand der Augen schräg ventral- und distalwärts und grenzt die Schläfen von unten ab. Endglied der Kiefertaster etwa 3 mal länger als breit. Scapus distalwärts allmählich verdickt, etwa 4,2—4,3 mal länger als am Ende breit, länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 41: 35), ein wenig kürzer als $\frac{2}{3}$ der Kopflänge, etwa 4,3 mal länger als der Pedicellus. Glieder 3 bis 8 fast gleich breit. Glied 3 kaum so lang wie $\frac{1}{6}$ des Scapus, Glied 4 in der Regel etwas länger, 5 etwa 1,6 mal, 6 ebenso lang oder etwas länger, 7 etwa 1,4 mal länger als das 3. Glied 8 so gross wie das 6., 9 auffallend schlank, etwa 1,5 mal länger als breit. Das 11. Glied etwa 2,2 mal länger als breit, viel kürzer als der Scapus (Index 31—32: 41). Punktierung des Kopfes irregulär, individuell variabel, meistens sind zwischen den feinen bis sehr feinen Punkten ausgesprochen grobe Punkte verstreut.

Halsschild ebenso lang wie der Kopf, so breit wie lang oder etwas breiter (Index bis 35: 33), gegen die Hinterwinkel gerade oder sehr leicht konkav abgerundet verjüngt. Subbasale Grübchen sehr klein, punktförmig, ihre Umgebung nicht eingedrückt. Seitenwölbungen breit, durch bis nach vorne reichende Längsfurchen abgegrenzt, ihr Rand knorrig. Diskus unregelmässig gewölbt, kurz vor dem Niveau der subbasalen Grübchen beiderseits leicht beulig erhaben, zwei niedrige Höckerchen bildend, die manchmal nur bei Ansicht von der Seite deutlich

sichtbar sind. Knapp dahinter dekliniert der Diskus sehr steil, vor dem Basalrand ist er dagegen auffallend flach. Punktierung irregulär, ziemlich fein bis überwiegend grob, die grobe Punkte sind mindesten in der Nähe der Höckerchen immer vorhanden.

Flügeldecken relativ kurz, so lang wie breit, etwa 1,3 mal länger als der Halsschild (Index 43—44: 33—34), gegen die Basis geradlinig, sehr stark verjüngt. Punktierung grob, meistens aus deutlich kleineren Punkte zusammengesetzt als die größeren Punkte des Halsschildes.

Abdomen sehr fein punktiert. Tergit I gross, an der Basis so breit oder etwas breiter als der Halsschild, an der breitesten Stelle etwa 1,3 mal breiter (Index 46—47: 34—35), breiter als die Flügeldecken, etwas kürzer als der Kopf (Index 30—32: 34). Innere Basalfeldchen miteinander verbunden, sehr flach, am äusseren Rand in kurze, sehr feine Kielchen vorgezogen. Die schmale Fläche zwischen ihnen und den kleinen äusseren Basalfeldchen eingedrückt.

Männchen. Stirn proximalwärts ziemlich leicht deklinierend, zwischen den antennalen Tuberkeln mässig eingedrückt, Vorderrand konvex abgerundet, ein wenig vorgezogen. Der darunter steil deklinierende Frontoclypeus leicht vorgezogen, mit einem Höckerchen in der Mitte, dessen Basis verjüngt, sehr kurz stielförmig und dessen viel breiterer (fast 0,03 mm) oberer Teil abgerundet ist. Augen sehr klein, so lang wie die Hälfte der Schläfen, kaum länger als 1/7 der Kopflänge. Flügeldecken ohne Humeralbeulen. Metasternum beiderseits des medioapikalen Eindruckes stark beulig erhaben, die Beule hinten auf einer kleinen Fläche kurz und dicht behaart. Beine ohne Zähnchen oder Dorne. Sternit VI mit grossem Eindruck, der seine überwiegende Fläche einnimmt, Apikalrand ähnlich wie bei *laticollis*, aber viel seichter ausgerandet. Aedoeagus 0,27—0,28 mm lang, wie Abbildungen 47 und 48.

Weibchen. Augen nur etwas kleiner als bei den Männchen.

Holotypus ♂: Borneo, Sarawak, Semengoh Forest Res., 11 mls SW von Kuching, 1.—4.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Paratypen: 13 ♂♂ und 9 ♀♀ wie Holotypus aber gesammelt zwischen dem 28.V.—3.VII.1968 (Mus. Genf und Brit. Mus. N.H. London).

***Mina bryanti* sp. n.**

Länge 1,45—1,5 mm. Habituell, auch durch die Behaarung sehr ähnlich der Art *tuberculata*. Kopf fast wie bei *tuberculata*, ebenso gross, auffallend flach, Scheitel jedoch ziemlich weit hinter den Augen am breitesten, mit einem seichten und kleinen mittleren Grübchen. Längsfurchen weniger gebogen oder gerade und parallel miteinander proximalwärts verlaufend, vorne verbunden und relativ tief. Ante- und postokuläre Kielchen wie bei *tuberculata*. Endglied der Kiefertaster

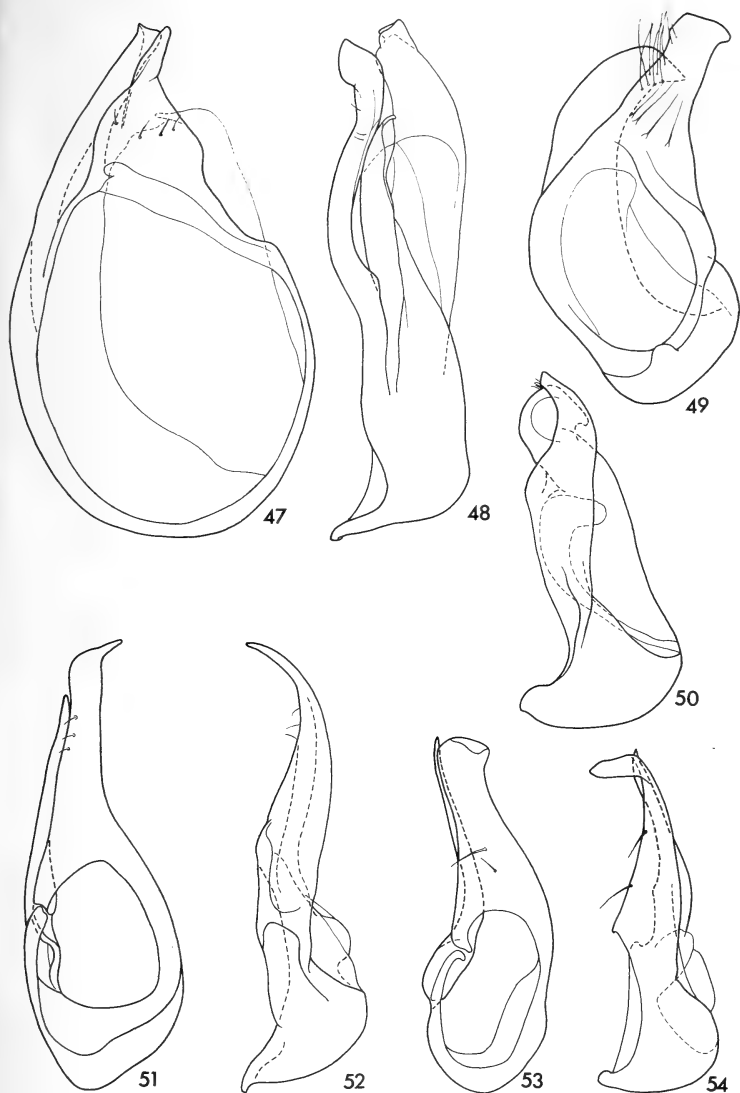


ABB. 47 bis 54.

Aedoeagi von *Mina* bei Ventral- und Lateralansicht.

47 und 48. *tuberculata* sp. n., 47. Holotypus, 48. Paratypus; 49 und 50. *bryanti* sp. n., Holotypus; 51 und 52. *laticollis* Raffr., Lectotypus; 53 und 54. *frontalis* sp. n., Holotypus.

etwas kürzer, weniger als 3 mal länger als breit. Scapus deutlich kürzer, nur etwas länger als die Hälfte der Kopflänge, 3 mal länger als am Ende breit. Das 3. Glied etwas länger, länger als das 4., welches wiederum kürzer als bei *tuberculata* ist, das 5. und 9. ebenfalls etwas kürzer, das 9. dicker, höchstens 1,2 mal länger als breit.

Halsschild gleich gross wie bei *tuberculata*. Subbasale Grübchen etwas kleiner und viel seichter. Seitenwölbungen ebenfalls breit (0,037—0,045 mm), durch je eine bis nach vorne reichende Längslinie abgegrenzt. Diskus an den Seitenlinien kurz senkrecht, gegen die Basis weniger steil deklinierend, mit einer variabel langen, meistens noch vor dem mittleren Drittel der Halsschildlänge endenden, schmalen bis kielförmigen, niedrigen mediobasalen Längswölbung, die beiderseits durch je einen seichten Längseindruck begleitet ist. Punktierung regelmässig fein oder mit einigen gröberen Punkten, diese sind stets deutlich kleiner als die groben Punkte auf dem Halsschild von *tuberculata*.

Flügeldecken etwas länger und schmaler als bei *tuberculata*, merklich länger als zusammen breit (Index 44—45: 40—42, bei einem grossaugiden ♂ 50: 45). Punktierung noch ein wenig gröber.

Tergit I kleiner, an der breitesten Stelle schmaler als die Flügeldecken, höchstens, 1,3 mal breiter als an der Basis (Index 40—43: 32—33), etwa so lang wie 3/4 der Kopflänge. Innere Basalfeldchen schmal dreieckig, in kurze Längskielchen vorgezogen. Die Basis zwischen ihnen und zwischen ihnen, und den kürzeren und breiteren äusseren Basalfeldchen eingedrückt.

Männchen. Stirn etwas mehr vorgezogen, auch in der Mitte scharf vom Frontoclypeus abgegrenzt. Frontoclypeus scheint weniger vorragend, in der Mitte mit einem ähnlich Höckerchen, dessen schlanke, stielförmige Basis etwas länger, erweitertes, abgerundetes Ende kürzer und kleiner (Durchmesser kaum 0,02 mm) als bei *tuberculata* ist. Augen etwas grösser als bei *tuberculata*, etwa so lang wie 2/3 der Schläfen, bei einem Männchen viel grösser, etwas länger als die Schläfen. Dieses Exemplar hat längere und breitere Flügeldecken und deutliche Humeralbeulen, sonst ist die Humeralgegend abgerundet, ohne Spur von einer Beule. Die Wölbung beiderseits des metasternalen Eindruckes mit einem grösseren, verflachten, spitzen Zähnchen versehen. Beine ohne Zähnchen oder Dörne. Innenseite der Tibia II am Apex lappig vorgezogen. Eindruck des Sternits VI nimmt seine überwiegende Fläche ein, Apikalrand ziemlich ähnlich wie bei *franzi*, aber schmaler, die Ausrandung seichter und relativ breiter. Aedoeagus 0,21—0,22 mm lang, wie Abbildungen 49 und 50.

Weibchen. Augen kaum merkbar grösser als bei *tuberculata*.

Holotypus ♂: Borneo, W. Sarawak, Mt. Matang, 17.I.1914 leg. G. E. Bryant (Brit. Mus. N.H. London).

Paratypen: 4 ♂♂ und 4 ♀♀ wie Holotypus, aber gesammelt im Januar und am 1.II.1914 (Brit. Mus. N.H. London und Mus. Genf).

In den äusserlichen Mermalen weicht diese Art von *tuberculata* besonders durch die Form des Halsschildes und durch dem lappig vorgezogenen Apex der Tibia II bei den Männchen auffallend ab.

***Mina antennalis* sp. n.**

Länge, 1,65 mm. Ziemlich ähnlich der Art *laticollis*, Behaarung länger, auf den Flügeldecken merklich länger als auf dem Kopf, Halsschild oder Abdomen, ähnlich lang wie bei *tuberculata*. Kopf mit zwei Paaren langen abstehenden Haaren, davon das distale liegt hinter den Scheitelgrübchen, Halsschild mit drei Paaren, Tergite I bis III mit je einer Reihe von vier ähnlich langen Haaren.

Kopf verhältnismässig ähnlicher Form wie bei *laticollis*, die Oberseite abgesehen von den lateralwärts vorragenden antennalen Tuberkeln trapezoid. Scheitel am breitesten hinter den Augen, proximalwärts stark verjüngt, um 1/5 breiter als die Stirn mit den antennalen Tuberkeln, etwas mehr als 1,5 mal breiter als die Stirn an der schmalsten Stelle, knapp hinter den antennalen Tuberkeln (Index 25: 16). Seiten des Scheitels etwas abgerundet, deklinierend, von den eingedrückten supraokulären Feldchen jedoch sehr scharf abgegrenzt. Medianteil des Scheitels zwischen den Längsfurchen leicht gewölbt, hinter den Grübchen beulig erhaben. Scheitelgrübchen gross, die Entfernung zwischen ihnen etwa doppelt so gross wie einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen tief, schmal, von innen und aussen gut abgegrenzt, verlaufen proximalwärts fast gerade, parallel miteinander, vorne werden sie seichter und sind miteinander winkelbildend verbunden. Schläfen auffallend kurz. Supragenale Kielchen verkürzt, verlaufen vom Augenrand schräg nach oben, verlöschen relativ weit von den antennalen Tuberkeln. Endglied der Kiefertaster schlank, fast 3,4 mal länger als breit (Index 37: 11). Fühler lang. Scapus hinter dem basalen Viertel leicht nach aussen gebogen, vertikalwärts verdickt, an der Innenseite länglich eingedrückt; der Eindruck endet vor dem distalen Viertel und ist von oben und unten durch eine Kante scharf abgegrenzt. Scapus etwas länger als 6/7 der Kopflänge, etwa 1,6 mal länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 60: 37), 5 mal länger als am Ende breit. Pedicellus sehr schlank, ein wenig kürzer als 1/3 des Scapus (Index 18: 60), etwa 2,2 mal länger als breit. Glieder 3 und 4 gleich gross, so lang wie 1/6 des Scapus. Glied 5 um 1/6 länger, 6 etwas kürzer, 7 etwas länger, 8 um 1/5 kürzer als das 3. oder 4. Glied 11 doppelt so lang wie breit, viel kürzer als der Scapus (Index 34: 60). Punktierung des Kopfes sehr fein, nur hinter den antennalen Tuberkeln einige gröbere Punkte.

Halsschild etwas länger als der Kopf (Index 36: 34) und etwas breiter als lang (Index 37: 36), gegen die Basis fast geradlinig verjüngt. Subbasale Grübchen klein, liegen in grösseren und tiefen Eindrücken. Seitenwölbungen etwa 0,04 mm breit,

durch je eine bis nach vorne reichende eingedrückte Längslinie scharf abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken fast um $1/4$ länger als der Halsschild, zusammen etwas breiter als lang (Index 48: 47), gegen die Basis abgerundet verjüngt, ohne Spur von Humeralbeulen. Punktierung viel gröber als auf dem Halsschild, ähnlich wie bei *laticollis*, bedeutend feiner als bei *tuberculata*.

Abdomen sehr fein punktiert. Tergit I kurz, an der breitesten Stelle doppelt so breit wie lang, deutlich breiter als an der Basis (Index 42: 36). Innere Basalfeldchen dreieckig, nicht in Kielchen vorgezogen, die Basis zwischen ihnen und zwischen ihnen und den grösseren, dreieckigen äusseren Basalfeldchen eingedrückt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln nicht eingedrückt aber sehr stark deklinierend und ohne merkbare Abgrenzung in die fast senkrechte Wand des Frontoclypeus übergehend. Frontoclypeus unten stark vorgezogen, Vorderrand abgerundet, die Mitte etwas erhaben, eine niedrige, rundliche, flache Beule bildend. Augen flach, etwa 1,6 mal länger als die Schläfen, etwas kürzer als $1/4$ der Kopflänge. Eindruck des Scapus wahrscheinlich ebenfalls nur ein sekundäres Geschlechtsmerkmal. Trochanter I an der Vorderseite mit einem langen, sehr schlanken apikalen Dorn. Trochanter II mit einem kurzen, stärken apikalen Dorn an der Hinterseite. Tibia III apikalwärts des schlanken basalen Viertel verdickt und besonders ventralwärts erweitert, ihr vertikaler Durchmesser bis 1,5 mal grösser als die Breite; an der Innenseite verflacht. Apikalrand des Sternits VI schmaler, seichter ausgerandet als bei *elegans*. Aedoeagus 0,26 mm lang, wie Abbildungen 55 und 56.

Weibchen nicht bekannt.

Holotypus ♂: Borneo, W. Sarawak, Mt. Matang, 1000 ft, 29.I.1914 leg. G. E. Bryant (Brit. Mus. N.H. London).

***Mina frontalis* sp. n.**

Länge 1,4 mm. Sehr ähnlich der Art *antennalis*, durch die Behaarung, Punktierung, durch die Form der Fühler und durch die sekundären Geschlechtsmerkmale jedoch leicht unterscheidbar. Behaarung viel gleichmässiger, auf den Flügeldecken kaum länger als auf dem Halsschild oder Abdomen, viel kürzer als bei *antennalis*. Die langen abstehenden Haare wie bei *antennalis*.

Kopf kürzer und etwas schmaler, sonst im Prinzip wie bei *antennalis*. Scheitel zwischen den Längsfurchen und besonders hinter den Grübchen höher gewölbt, Seiten flacher. Scheitelgrübchen grösser und viel tiefer. Längsfurchen seichter, verlaufen proximalwärts parallel miteinander, ganz gerade, vorne sind sie bogenförmig verbunden und relativ tief. Schläfen noch etwas kürzer. Supragenales Kielchen nicht verkürzt. Endglied der Kiefertaster viel kürzer, 2,5 mal länger als

breit (Index 30: 12). Fühler kürzer. Scapus in der Mitte leicht nach aussen gebogen, von dort distalwärts allmählich verdickt, etwa 4,5 mal länger als am Ende breit, etwa so lang wie 5/6 der Kopflänge, fast 1,7 mal länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 50: 30). Pedicellus kürzer und dicker als bei *antennalis*, etwa so lang wie 1/4 des Scapus, kaum 1,4 mal länger als breit. Glieder 5 und 7 etwas kürzer, 9 etwas länger, 11 kleiner, ebenso lang wie das Endglied der Kiefertaster, doppelt so lang wie breit. Punktierung hinter den antennalen Tuberkeln gegen das Niveau des Augenvorderrandes gröber, sonst sehr fein.

Halsschild etwas kleiner als bei *antennalis*, länger als der Kopf (Index 33: 28 und 34: 30), breiter als lang (Index 35: 33 und 37: 34). Subbasale Grübchen grösser, liegen in kleineren Eindrücken. Seitenwölbungen etwas breiter, durch je eine Längsfurche abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken etwas länger als zusammen breit (Index 49: 47), gegen die Basis geradlinig verjüngt. Punktierung viel feiner als bei *antennalis*, ein wenig gröber als auf dem Halsschild.

Abdomen sehr fein punktiert. Tergit I noch kleiner als bei *antennalis*, an der breitesten Stelle etwa doppelt so breit wie lang, etwa 1,1 mal breiter als an der Basis (Index 40: 36—37), viel schmaler als die Flügeldecken. Innere und äussere Basalfeldchen sehr klein, in sehr kurze Kielchen vorgezogen, diese liegen frei, sonst sind die Basalfeldchen von den Flügeldecken überdeckt. Die Basis zwischen den Kielchen eingedrückt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln leicht eingedrückt, stark vorgezogen, kaum deklinierend. Frontoclypeus im mittleren Teil wie die Stirn vorgezogen, aber proximalwärts verjüngt, ein vertikales Kiel bildend (Lateralansicht!). Auf dem oberen Rand dieses Kiels ragt eine kleine, schräg gerichtete Fläche vor, deren Oberrand abgerundet und von dem Stirnrand durch eine schmale Spalte getrennt ist, nach unten ist diese Fläche dagegen verlängert und zu einer Spitze verjüngt. Unterrand des Frontoclypeus mässig vorgezogen, abgerundet. Augen weiter vorragend als bei *antennalis*, kaum länger, mehr als doppelt so lang wie die sehr kurzen Schläfen. Flügeldecken mit sehr niedrigen, jedoch deutlichen Humeralbeulen. Trochanter II mit einem spitzen, schlanken Zähnen. Tibia III leicht verdickt, Apex an der Innenseite vorgezogen und zugespitzt. Sternit VI mit grossem mittleren Eindruck, sein Apikalrand ähnlich wie bei *sulcicollis*, die Ausrandung jedoch deutlich kleiner. Aedoeagus 0,20 mm lang, wie Abbildungen 53 und 54.

Weibchen nicht bekannt.

Holotypus ♂: Borneo, W. Sarawak, Mt. Matang, 28.1.1914 leg. G. E. Bryant (Brit. Mus. N.H. London).

Paratypus ♂, wie Holotypus aber am 2.XII.1913 gefunden (Brit. Mus.).

Mina bella sp. n.

Länge 1,5 mm. Behaarung etwas kürzer als bei *antennalis*, die zwei distalen, langen abstehenden Haare auf dem Kopf liegen mehr seitlich. Sonst habituell ähnlich der Art *laticollis*.

Kopfoberseite im Umriss kaum trapezoid. Scheitel am breitesten kurz hinter dem Niveau des Augenhiterrandes, von dort proximalwärts verjüngt, fast um 1/4 breiter als die Stirn an der schmalsten Stelle, nur etwas breiter als die Stirn mit den seitlich sehr stark vorragenden antennalen Tuberkeln (Index 24: 22). Scheitel gewölbt, seitlich abgerundet deklinierend, von den eingedrückten supra-okulären Feldchen jedoch scharf abgegrenzt, im medianen Teil leicht, jedoch deutlich erhaben, hinter den Grübchen nicht höher gewölbt als davor. Scheitelgrübchen etwas grösser als bei *laticollis*, die Entfernung zwischen ihnen kaum 4 mal grösser als einer ihrer Durchmesser, das mittlere Grübchen seichter, kaum kleiner. Längsfurchen seicht, von aussen besser abgegrenzt als von innen, verlaufen proximalwärts geradlinig divergierend, biegen vorne nach innen und sind auf der Stirn bogenförmig verbunden. Schläfen sehr kurz. Punktierung kurz hinter den antennalen Tuberkeln gröber, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster relativ gross, etwa 2,7 mal länger als breit (Index 41: 15). Fühler etwa so lang wie bei *antennalis*, Scapus gleich lang, etwas schmaler, fast 5,5 mal länger als am Ende breit (Index 60: 11), nur wenig kürzer als der Kopf, knapp vor dem mittleren Drittel nach aussen gebogen, von dort gegen die Mitte verdickt, dahinter gleichmässig breit, am Ende wieder leicht verdickt. Pedicellus etwas kürzer als bei *antennalis*, ein wenig länger als 1/4 des Scapus. Glieder 3 bis 5 und 7 ebenso lang wie bei *antennalis*, 6 etwas, 8 deutlich länger, etwa so lang wie 3 oder 4. Unterseite des Gliedes 10 verflacht und distalwärts vorgezogen. Das 11. Glied ein wenig kürzer, viel kürzer als das Endglied der Kiefertaster (Index 32: 41).

Halsschild etwas breiter als lang (Index 36: 35), ein wenig länger als der Kopf (Index 35: 32), gegen die Basis geradlinig verjüngt. Subbasale Grübchen gross und tief. Seitenwölbungen etwa 0,03 mm breit, deutlich schmaler als bei *laticollis*, durch je eine eingedrückte, bis nach vorne reichende Längslinie abgegrenzt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken zusammen etwas breiter als lang (Index 48: 46), gegen die Basis abgerundet verjüngt. Punktierung ähnlich wie bei *laticollis*, bedeutend gröber als auf dem Halsschild.

Abdomen sehr fein punktiert. Basis des Tergits I von den Flügeldecken überdeckt, die kleinen dreieckigen inneren und grösseren äusseren Basalfeldchen sowie die eingedrückte Basis zwischen ihnen nicht sichtbar. Der Tergit ist an der Basis nur ein wenig schmaler als an der breitesten Stelle (Index 38: 42) und doppelt so breit wie lang (gemessen vom Apex der Flügeldecken).

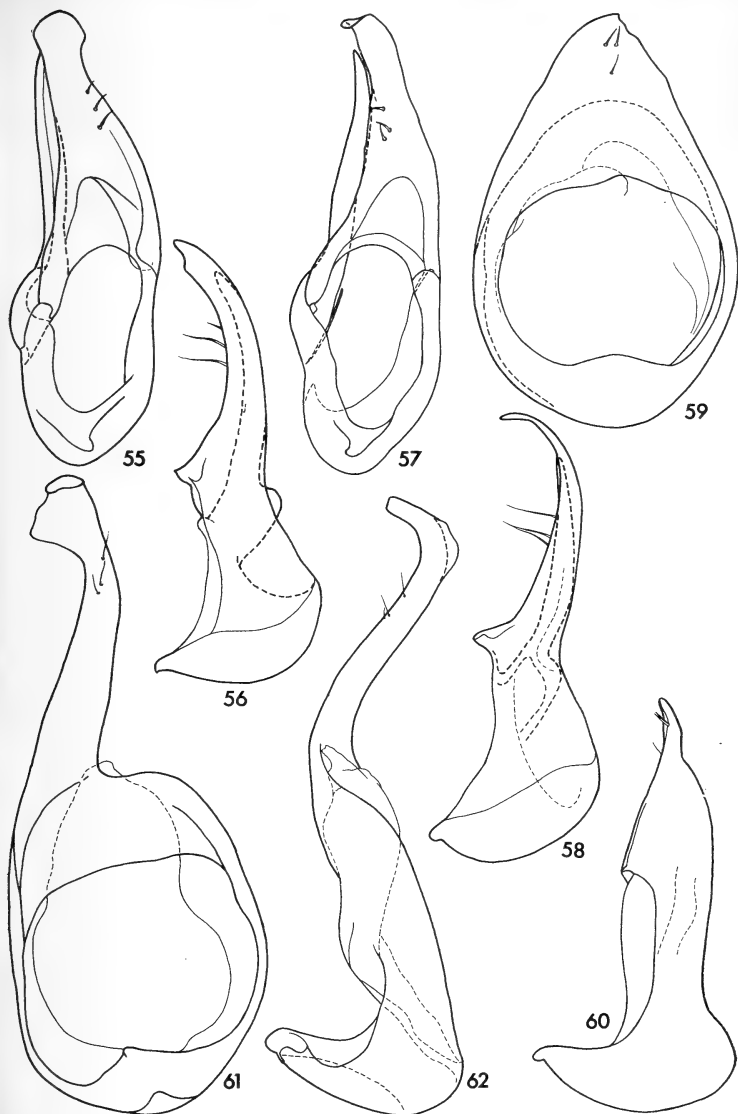


ABB. 55 bis 62.

Aedoeagi von *Mina* bei Ventral- und Lateralansicht.
 55 und 56. *antennalis* sp. n., Holotypus; 57 und 58. *bella* sp. n., Holotypus;
 59 und 60. *dux* sp. n., Holotypus; 61 und 62. *fallax* sp. n., Holotypus.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln leicht eingedrückt, etwas deklinierend, Vorderrand konkav. Frontoclypeus stark vorgezogen, sein Rand abgerundet, in der Mitte erhaben, eine niedrige, flach knopfförmige, scharf abgegrenzte Fläche bildend, deren Durchmesser etwa 0,05 mm ist. Die Basis dieser Fläche ist ringsherum furchenartig vertieft, der äussere Rand dieser kreisförmigen Vertiefung ist sehr scharf abgegrenzt. Augen ziemlich vorragend, so lang wie $1/4$ der Kopflänge, 1,6 mal länger als die Schläfen. Die Form des 10. Fühlergliedes wahrscheinlich ebenfalls ein Geschlechtsmerkmal. Flügeldecken ohne Spur von Humeralbeulen. Trochanter I mit langem, leicht gebogenen subapikalen Dorn, Trochanter II mit ähnlichen, noch etwas längeren (etwa 0,06 mm) apikalen Dorn. Tibia I gegen die Mitte allmählich verdickt, dahinter an der Innenseite verjüngt, im distalen Viertel gleichmässig breit. Sternit VI im mittleren Teil leicht eingedrückt, sein Apikalrand wie Abbildung 84. Aedoeagus 0,26 mm lang, wie Abbildungen 57 und 58.

Weibchen nicht bekannt.

Holotypus ♂: Borneo, Sabah, Umas nr Tawau, 20.VI.1968 leg. R. W. Taylor (Mus. Genf).

Mina dux sp. n.

Länge 1,3 mm. Behaarung mässig lang, regelmässig, nur auf den Seiten des Halsschildes zwei Paare und auf den Tergiten I bis III je eine Reihe von vier längeren abstehenden Haaren.

Kopfoberseite, abgesehen vom Stirnvorderrand, ziemlich trapezoid scheinend. Scheitel gewölbt, am breitesten im Niveau des Augenhinterrandes, dort so breit wie $2/3$ der Länge des Kopfes, proximalwärts verjüngt, 1,25 mal breiter als die Stirn mit den antennalen Tuberkeln (Index 20: 16), gegen die Seiten abgerundet deklinierend, hinter den Grübchen nicht mehr erhaben als davor. Supraokuläre Feldchen sehr schmal, eingedrückt. Scheitelgrübchen klein, ziemlich tief, die Entfernung zwischen ihnen kaum 4 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Das kurz vor ihnen liegende mittlere Grübchen viel kleiner, relativ tief. Längsfurchen schmal, mässig tief, von aussen schärfer abgegrenzt als von innen, verlaufen proximalwärts gerade, parallel miteinander, vorne biegen sie nach innen und sind auf der Stirn bogenförmig verbunden. Punktierung kurz hinter den antennalen Tuberkeln grob, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster 2,9 mal länger als breit (Index 32: 11). Scapus ähnlich wie bei *fossulata*, ein wenig länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 35: 32) oder als die Hälfte der Kopflänge, 3,5 mal länger als am Ende breit. Pedicellus fast so lang wie $1/3$ des Scapus, 1,5 mal länger als breit. Glied 3 so lang wie $2/3$ des Pedicellus, 4 etwas kürzer, 5 länger, so lang wie $5/6$ des Pedicellus, 6 und 8 deutlich kürzer, so lang wie die Hälfte des Pedicellus,

9 so lang wie $\frac{3}{4}$ des Pedicellus. Das 11. Glied nicht ganz doppelt so lang wie breit, etwas kürzer als das Endglied der Kiefertaster (Index 30: 32).

Halsschild ebenso lang wie der Kopf, etwas breiter als lang (Index 32: 30), gegen die Basis kaum abgerundet verjüngt. Subbasale Grübchen klein und tief, liegen in grösseren rundlichen Eindrücken. Seitenwölbungen schmal, durch je eine sehr feine, vorne verkürzte Längslinie abgegrenzt (Lateralansicht). Punktierung sehr fein.

Flügeldecken um $\frac{1}{3}$ länger als der Halsschild, etwas länger als zusammen breit (Index 45: 44), gegen die Basis von den deutlichen Humeralbeulen geradlinig verjüngt. Punktierung fein, jedoch deutlich gröber als auf dem Halsschild.

Abdomen sehr fein punktiert. Tergit I so lang wie $\frac{5}{6}$ der Halsschildlänge, an der breitesten Stelle ein wenig schmaler als die Flügeldecken (Index 42: 44) und 1,2 mal breiter als an der Basis. Äussere Basalfeldchen von den Flügeldecken überdeckt, innere klein, sehr kurz aber gut sichtbar. Die Basis zwischen ihnen eingedrückt.

Männchen. Stirn leicht deklinierend, zwischen den antennalen Tuberkeln leicht eingedrückt, der mittlere Teil davor stark vorgezogen und steil deklinierend, den überwiegenden Teil des Frontoclypeus überdeckend. Vorderrand des Frontoclypeus gegen die Mitte allmählich erhaben, eine sehr auffällige, fast senkrechte, bei Dorsalansicht abgerundet dreieckige Fläche vor der Stirn bildend. Augen etwas länger als $\frac{1}{4}$ der Kopflänge, um $\frac{1}{4}$ länger als die Schläfen. Humeralbeulen der Flügeldecken länglich. Beine ohne Zähnnchen oder Dorne. Apex der Tibia III an der Innenseite kurz lappig vorgezogen. Sternit VI mit einem flachen, grossen, mittleren Eindruck, sein Apikalrand wie Abbildung 85. Aedoeagus 0,24 mm lang, wie Abbildungen 59 und 60.

Weibchen nicht bekannt.

Holotypus ♂: Malaya, Johore, S. Kahang Estate, leg. J. R. Pippet (Mus. Genf).

***Mina fallax* sp. n.**

Länge 1,55 mm. Behaarung kurz, regelmässig, ohne längere abstehende Haare. Habituell am ähnlichsten der Art *elegans*, doch in vielen Punkten, besonders durch die Form des Halsschildes, abweichend.

Kopf wie bei *elegans* flach, aber breiter und etwas länger, die Oberseite im Umriss eher rechteckig. Scheitel am breitesten im Niveau des Augenhinterrandes, proximalwärts sehr wenig verjüngt, nicht ganz 1,2 mal breiter als die Stirn mit den antennalen Tuberkeln (Index 26: 22). Die flachen Scheitelseiten lateralwärts etwas deklinierend, von den kaum merkbar eingedrückten supraokulären Feldchen scharf abgegrenzt. Medianteil des Scheitels deutlich erhaben, jedoch flach. Scheitelgrübchen klein und tief, die Entfernung zwischen ihnen 4 mal so gross wie

einer ihrer Durchmesser, mittleres Grübchen seichter und etwas kleiner als bei *elegans*, es liegt hinter deren Niveau. Längsfurchen tief, relativ breit, von innen und aussen sehr scharf abgegrenzt, sie liegen weiter voneinander als bei *elegans*, verlaufen proximalwärts leicht divergierend, fast geradlinig, vorne biegen sie nach innen, werden seichter und sehr schmal, sind bogenförmig miteinander verbunden. Supragenale Kielchen sehr fein, nur bei Lateralansicht gut sichtbar. Punktierung kurz hinter den antennalen Tuberkeln grob, sonst sehr fein. Endglied der Kiefertaster länger und dicker als bei *elegans*, fast 2,9 mal länger als breit (Index 40: 14). Fühler etwa so lang wie bei *elegans*, die einzelnen Glieder etwas, das 11. deutlich dicker. Der Scapus ebenso lang wie bei *elegans* aber deutlich gebogen und distalwärts allmählich verdickt, nicht ganz 4 mal so lang wie am Ende breit (Index 50: 13), etwas länger als $\frac{2}{3}$ der Kopflänge.

Halsschild etwas länger als der Kopf (Index 38: 36), etwas breiter als lang (Index 39: 38), gegen die Basis geradlinig verjüngt. Subbasale Grübchen sehr klein, mässig tief, die schmale Fläche zwischen ihnen und dem Basalrand leicht länglich eingedrückt. Längswölbungen mässig breit (an der breitesten Stelle 0,03 mm), verkürzt, durch je eine sehr feine Längslinie abgegrenzt. Proximalviertel des Halsschildes regelmässig gewölbt. Punktierung sehr fein.

Flügeldecken deutlich länger und breiter als bei *elegans*, länger als zusammen breit (Index 55: 52), gegen die Basis abgerundet verjüngt. Punktierung fast so fein wie auf dem Halsschild.

Abdomen wie der Halsschild sehr fein punktiert. Tergit I gross, an der breitesten Stelle doppelt so breit wie lang, nicht ganz 1,2 mal breiter als an der Basis (Index 50: 43), schmaler als die Flügeldecken. Äussere Basalfeldchen von den Flügeldecken völlig überdeckt, die inneren nur sehr kurz vorragend, die Basis zwischen ihnen leicht eingedrückt.

Männchen. Stirn im medianen Teil deklinierend, zwischen den antennalen Tuberkeln nur ein wenig eingedrückt, vorne breit abgerundet vorgezogen, der Rand des vorgezogenen Teiles durch eine schmal senkrechte Leiste gesäumt. Frontoclypeus einfach, bei Dorsalansicht ausser der Mitte des Unterrandes von der Stirn überdeckt. Augen etwa so gross wie bei *elegans*, vorragend, etwas länger als die Schläfen, so lang wie $\frac{1}{4}$ der Kopflänge. Flügeldecken ohne Spur von Humeralbeulen. Trochanter I in der Mitte, Trochanter II am Ende mit einem kurzen Dorn. Tibia III mit langern apikalen Sporn an der Innenseite. Eindruck des Sternits VI seicht, sehr gross, die überwiegende Fläche einnehmend, Apikalrand wie Abbildung 86. Aedoeagus 0,37 mm lang, wie Abbildungen 61 und 62.

Weibchen nicht bekannt.

Holotypus ♂: Malaya, Pahang, Tanah, Cameron Highland, 14.VIII. 1967 leg. D. H. Murphy (Mus. Genf).

Mina eucera sp. n.

Länge 1,5 mm. Färbung dunkler als bei den malayischen Arten, Kopf und Abdomen schwarzbraun, Halsschild und Flügeldecken dunkel braun, Beine, Fühler und Taster heller braun. Behaarung spärlich, relativ kurz, regelmässig, ohne längere abstehende Haare auf der Oberseite.

Kopf etwa 1,2 mal länger als breit (Index 34—35: 28—29), Oberseite im Umriss pyriform. Scheitel im medianen Teil bei den Männchen etwas gewölbt, bei den Weibchen ganz flach, lateralwärts regelmässig abgerundet, ohne Abgrenzung in die Schläfen und bis zu dem Augenrand übergehend. Keine Spur von eigenen supraokuläre Feldchen. Die Scheitelbreite kann daher nicht gemessen werden, die maximale Kopfbreite, im Niveau des Augenhinterrandes, ist 2,8 mal grösser als die Breite der schmalsten Stelle der Stirn und 1,7 mal grösser als die Stirn mit den seitlich vorragenden antennalen Tuberkeln. Stirn hinter den antennalen Tuberkeln lateralwärts abgerundet deklinierend, weit nach unten reichend. Genae schlecht sichtbar abgegrenzt (Grenze zwischen den konvexen Stirnseiten und leicht konkaven, mehr glänzenden Genae). Die relativ kleine, glatte Genae nur von unten und von vorne durch Kielchen abgegrenzt. Scheitelgrübchen sehr klein, tief, liegen weit hinter dem Niveau der Augen, die Entfernung zwischen ihnen 5,5 bis 6,5 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen schmal und tief, von aussen viel schärfer als von innen abgegrenzt, sie verlaufen von den Scheitelgrübchen proximalwärts kurz gerade und parallel miteinander, dann biegen sie leicht nach innen und konvergieren gegen die mediane Stirnverflachung, verlöschen, ohne sich zu verbinden. Punktierung sehr fein. Endglied der Kiefertaster schlank, 3,3 mal länger als breit (Index 40: 12). Fühler gekniet, durch die Form des Scapus sehr auffallend. Scapus an der Basis erweitert, sonst bis gegen das distale Viertel gleichmässig schlank, hinter dem basalen Drittel leicht gebogen, im distalen Viertel verdickt, dort etwa 2,4 mal breiter als davor; etwa 7,5 mal länger als am Ende breit, fast 1,3 mal länger als der Kopf und etwas mehr als 2,2 mal länger als das Endglied der Kiefertaster. Pedicellus schlank, etwas kürzer als 1/4 des Scapus (Index 21: 90), etwa 3 mal länger als breit, doppelt so lang wie das 3. oder 7. Glied. Glied 4 etwas kürzer, 5 um 1/6 länger, 6 um 1/4 kürzer als das 3. Glied 8 relativ sehr kurz, so lang wie die Hälfte des 5. Glied 11 „normal“ lang, etwa wie 1/3 des Scapus.

Halsschild etwas kürzer als der Kopf (Index bei ♂ 33: 35, bei ♀ 33: 34), ebenso lang oder etwas kürzer als breit, gegen die Basis fast geradlinig verjüngt. Diskus lateralwärts und gegen die Basis regelmässig abgerundet, ohne Spur von seitlichen Wölbungen. Subbasale Grübchen klein und tief, liegen am proximalen Ende einer kurzen Furche. Punktierung kaum, bis merklich feiner als auf dem Kopf.

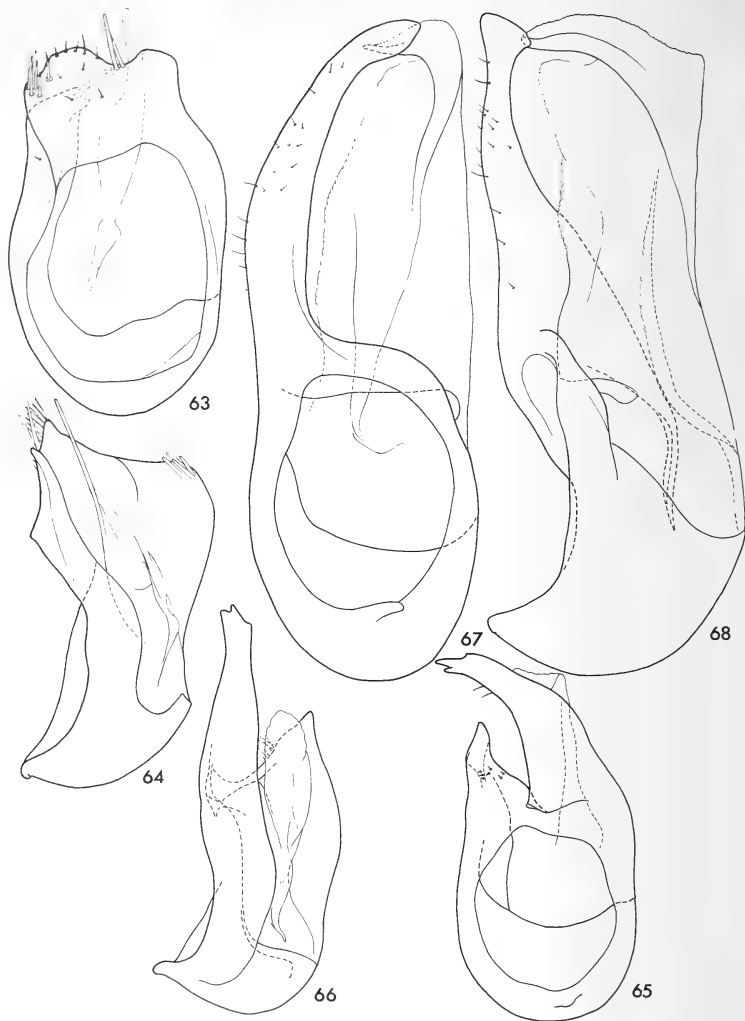


Abb. 63 bis 68.

Aedoeagi von *Mina* bei Ventral- und Lateralansicht.
 63 und 64. *eucera* sp. n., Holotypus; 65 und 66. *angusticeps* sp. n., Holotypus;
 67 und 68. *mussardi* sp. n., Holotypus.

Flügeldecken länger als zusammen breit (Index 48: 44—45), gegen die Basis fast geradlinig verjüngt, ohne Humeralbeulen. Punktierung fein, jedoch viel gröber als jene des Halsschildes.

Abdomen gröber als der Halsschild oder Kopf, bedeutend feiner als die Flügeldecken punktiert. Tergit I an der breitesten Stelle ebenso breit oder etwas breiter als die Flügeldecken, weniger als 1,2 mal breiter als an der Basis (Index 45: 38), höchstens 1,8 mal breiter als lang (Index 45: 23—25). Äussere Basalfeldchen von den Flügeldecken überdeckt, innere gross, dreieckig, relativ nahe aneinander liegend, die Basis zwischen ihnen eingedrückt.

Männchen. Medianer, zwischen den antennalen Tuberkeln leicht flach eingedrückter Teil der Stirn schliesst einen deutlichen stumpfen Winkel mit dem sehr kleinen, flach, steil deklinierenden Frontoclypeus ein. Unterer Rand des Frontoclypeus leicht vorgezogen, bei Dorsalansicht abgerundet, mit einer winzigen Spitze in der Mitte. Augen sehr klein, kaum vorragend, etwa so lang wie $1/7$ der Kopflänge, die Schläfen 2,4 mal länger. Metasternum beiderseits des tiefen medianen Eindruckes stärker erhaben, mit je einem spitzen Höckerchen auf dem Höhepunkt. Trochanter I mit einem winzigen basalen Höckerchen. Mittlerer Eindruck des Sternits VI gross und tief, Apikalrand breiter und seichter ausgerandet als bei *franzi*. Aedoeagus 0,23 mm lang, wie Abbildungen 63 und 64.

Weibchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln abgerundet deklinierend, ohne sichtbare Abgrenzung in den Frontoclypeus übergehend. Vorderrand des Frontoclypeus bei Dorsalansicht gerade. Augen noch kleiner, ganz flach, etwa so lang wie $1/3$ der Schläfen. Flügeldecken wie bei den Männchen.

Holotypus ♂: Indien, Madras, Kodaikanal, 1800 m, 8.I.1972 leg. R. Mussard (Mus. Genf).

Paratypen: 3 ♀♀ wie Holotypus (Mus. Genf).

***Mina angusticeps* sp. n.**

Länge 1,5 mm. Habituell, abgesehen von den sekundären Sexualcharakteren, sehr ähnlich der Art *eucera*. Färbung heller, Behaarung ein wenig dichter, Punktierung wie bei *eucera*.

Kopf im Prinzip wie bei *eucera* aber kürzer und schmaler, etwa 1,3 mal länger als an der breitesten Stelle breit (Index 31: 24). Scheitel im medianen Teil ganz flach, über die Augen steil deklinierend. Längsfurchen etwas tiefer, von innen schärfer abgegrenzt, verlaufen länger parallel miteinander. Supragenales Kielchen vorne ausgebildet. Endglied der Kiefertaster viel kürzer, nur 2,5 mal länger als breit (Index 30: 12), Fühler sehr ähnlich wie bei *eucera*, alle Glieder ausser den 11. etwas kürzer. Scapus fast 1,4 mal länger als der Kopf, etwa 2,8 mal länger als das Endglied der Kiefertaster (Index 85: 30), 8,5 mal länger als am Ende

breit, in der basalen Hälfte leicht gebogen, das verdickte Ende nimmt fast sein distales Drittel ein, dort schlanker als bei *eucera*, doppelt so breit wie davor. Pedicellus so lang wie $1/5$ des Scapus, etwa 2,4 mal länger als breit, etwas mehr als doppelt so lang wie das 3. Glied (Index 17: 8). Glied 4 etwas kürzer, 5 um $1/5$ länger, 6 merklich kürzer, 7 etwas länger als das 3. Glied 8 so lang wie die Hälfte des 5. Das 11. Glied etwa so gross wie bei *eucera*, so lang wie das Endglied der Kiefertaster.

Halsschild kleiner als bei *eucera*, etwas kürzer als der Kopf, etwas länger als breit (Index 30: 28), an der breitesten Stelle so breit wie der Kopf mit den Augen (Männchen). Subbasale Grübchen grösser. Sonst wie bei *eucera*.

Flügeldecken ein wenig länger als bei *eucera*, bedeutend länger als zusammen breit (Index 51: 44).

Tergit I etwas kürzer, ziemlich schmaler als bei *eucera*, an der breitesten Stelle 1,15 mal breiter als an der Basis (Index 38: 33) und 1,7 mal breiter als lang. Innere Basalfeldchen kleiner, die Basis zwischen ihnen kaum eingedrückt.

Männchen. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln fast gleich hoch gewölbt wie diese, proximalwärts abgerundet und ohne sichtbare Abrenzung in den flachen, schräg deklinierenden Frontoclypeus übergehend. Vorderrand des Frontoclypeus abgerundet, mässig vorgezogen, mit einer winzigen vorragenden Fläche in der Mitte. Augen gross aber relativ sehr flach, im Vergleich mit *eucera* sehr gross, fast doppelt so lang, etwas kürzer als $1/3$ der Kopflänge, etwas länger als die Schläfen. Flügeldecken mit gut entwickelten Humeralbeulen, gegen die Basis geradlinig verjüngt. Metasternum seitlich des seichten medianen Eindruckes nicht erhaben, fast flach, ohne Höckerchen. Tibia I mit sehr kleinem apikalen Zähnchen an der Innenseite, in der distalen Hälfte leicht gebogen. Sternit VI nicht eingedrückt, sein Apikalrand breiter, sonst ähnlich wie bei *elegans* ausgerandet. Aedoeagus 0,25 mm lang, wie Abbildungen 65 und 66.

Holotypus ♂: Indien, Madras, Anaimalai Hills, 700—1000 m, 17.I.1972 leg. R. Mussard (Mus. Genf).

Herr R. Mussard fand mit dem Holotypus noch ein nicht reifes, ziemlich deformiertes, mikrophthalmes Weibchen, welches durch die Form der Längsfurchen am Kopf abweicht. Es kann nicht mit Sicherheit mit *angusticeps* identifiziert werden.

***Mina browni* sp. n.**

Länge 1,5 mm. Ähnlich der Art *eucera*. Körper einfarbig dunkelbraun, Behaarung dichter, Punktierung etwas gröber, auf den Flügeldecken deutlich gröber als bei *eucera*.

Kopf kleiner als bei *eucera*, nicht ganz 1,3 mal länger als an der breitesten Stelle breit (Index 32: 25). Scheitelgrübchen deutlich grösser und tiefer, die Ent-

fernung zwischen ihnen 4 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen wie bei *angusticeps*. Medianteil des Scheitels zwischen dem parallel verlaufenden Abschnitt der Längsfurchen leicht, hinter den Grübchen deutlicher gewölbt, sonst Scheitel wie bei *eucera*. Stirn und Genae ebenfalls wie bei *eucera*. Endglied der Kiefertaster kürzer und etwas schlanker als bei *eucera*, fast 3,4 mal länger als breit (Index 37: 11). Fühler noch kürzer als bei *angusticeps*. Scapus weniger als 1,2 mal länger als der Kopf, etwa doppelt so lang wie das Endglied der Kiefertaster, etwa 6,6 mal länger als an der breitesten Stelle breit, fast 5 mal länger als der Pedicellus (Index 73: 15). Das verdickte Scapusende nimmt etwa 1/3 seiner Länge ein, ist am breitesten noch vor dem distalen Siebenstel, dort 2,2 mal breiter als vor der Verdickung. Pedicellus deutlich kürzer als bei *angusticeps*, nur etwas mehr als doppelt so lang wie breit, nicht doppelt so lang wie das 3. Glied (Index 15: 8). Glied 4 etwas kürzer, 5 um 1/5 länger, 6 um 1/3 kürzer, 7 etwas länger als das 3. Glied 8 so klein wie bei *angusticeps*, ebenso lang wie die Hälfte des 5. Gliedes. Das 11. Glied so gross wie bei *angusticeps*, kürzer als das Endglied der Kiefertaster (Index 30: 37).

Halsschild ebenso lang wie der Kopf und so lang wie breit, etwas kleiner als bei *eucera* aber deutlich höher gewölbt. Seitenwölbungen bei Dorsalansicht kaum sichtbar, kaum vorragend, durch je eine leicht eingedrückte, vor dem proximalen Fünftel des Halsschildes verlöschende Längsline abgegrenzt. Subbasale Grübchen grösser, die Furche dahinter kürzer als bei *eucera*.

Flügeldecken kleiner, besonders kürzer als bei *eucera*, zusammen breiter als lang (Index 43: 41).

Tergit I länger und etwas schmaler als bei *eucera*, an der breitesten Stelle so breit wie die Flügeldecken, etwas mehr als 1,2 mal breiter als an der Basis (Index 43: 35), etwa 1,6 mal breiter als lang. Innere Basalfeldchen lang dreieckig, in kurze Kielchen vorgezogen. Äussere Basalfeldchen breiter und kürzer, dreieckig, in lange Kielchen vorgezogen, die fast das mittlere Drittel des Tergits erreichen. Basis zwischen den Basalfeldchen tief eingedrückt.

Männchen nicht bekannt.

Weibchen. Stirn schmaler als bei *eucera*. Frontoclypeus noch kleiner, sein Vorderrand abgerundet. Mikrophthalm, Augen wie bei *eucera* gross.

Holotypus ♀: Indien, Kerala, Kottiyoor, Wynaad Taluk, 650 m, 7.IV.1969 leg. A. B. Soans und W. L. Brown (Mus. Genf).

Paratypen: 3 ♀♀ wie Holotypus (Mus. Genf).

Mina mussardi sp. n.

Länge 1,9—2 mm. Einfarbig dunkelbraun. Durch die Form der Stirn und des kleinen Frontoclypeus sowie durch die Ausbildung der Fühler an die anderen

indischen Arten erinnernd, jedoch durch mehrere Merkmale, besonders durch die Form des Halsschildes, sehr abweichend. Behaarung etwas länger, viel dichter, als bei *eucera*, Punktierung etwa wie bei *browni*.

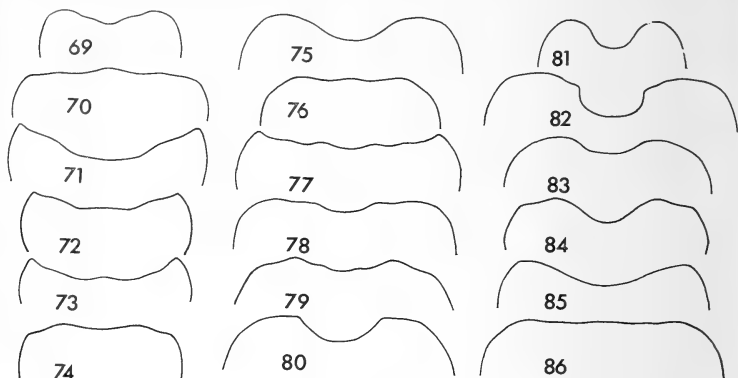


ABB. 69 bis 86.

Apikalrand des Sternits VI von *Mina*.

69. *brevicornis* sp. n.; 70. *fossulata* sp. n.; 71. *nasuta* Raffr.; 72. *brevipilis* sp. n.; 73. *taylori* sp. n.; 74. *rugiceps* Raffr.; 75. *franzi* sp. n.; 76. *macrops* sp. n.; 77. *velaris* sp. n.; 78. *variabilis* sp. n.; 79. *puncticeps* sp. n.; 80. *elegans* Raffr.; 81. *sulcicollis* sp. n.; 82. *mutator* sp. n.; 83. *laticollis* Raffr.; 84. *bella* sp. n.; 85. *dux* sp. n.; 86. *fallax* sp. n.

Kopf grösser, 1,2 (♀♀) bis 1,3 (♂♂) länger als breit (Index 40—43: 33) an der breitesten Stelle, am Hinterrand der Augen. Scheitel hinter den Grübchen, in der Mitte, leicht gewölbt, sonst ganz flach, von den senkrechten, knapp am Augenrand furchenartig vertieften supraokulären Feldchen ziemlich gut abgegrenzt, dahinter, knapp über den überhängenden Schläfen, abgerundet. Scheitelgrübchen klein und tief, die Entfernung zwischen ihnen 5 mal grösser als einer ihrer Durchmesser. Längsfurchen sehr tief, sehr breit, von innen ebenso gut abgegrenzt wie von aussen, verlaufen weit proximalwärts geradlinig und parallel miteinander, kurz vor dem medianen Stirneindruck biegen sie nach innen und münden gemeinsam in diesen Eindruck ein. Stirn mit lateralwärts vorragenden antennalen Tuberkeln, in deren Niveau ein wenig breiter als bei *eucera* und ein wenig breiter als die Hälfte der maximalen Kopfbreite (Index 18: 33), dahinter stark verjüngt, lateralwärts abgerundet deklinierend, von den kleinen, distalwärts verjüngten Genae nicht gut abgegrenzt. Clypeales Kielchen verläuft fast gerade gegen den Oberrand der Augen, viel weiter dorsalwärts als bei den übrigen Arten. Unterhalb von ihm verläuft ein weiteres Kielchen, von der Basis des Kiefers gegen den Unterrand der Augen. Die Fläche zwischen den beiden Kielchen ist flach und lateralwärts vorragend, da

darunter ein Längseindruck verläuft und darüber die Genae eingedrückt sind. Endglied der Kiefertaster grösser als bei *eucera*, bei ♂♂ länger als bei ♀♀ (Index bei ♂♂ 50: 14, bei ♀♀ 45: 14). Scapus noch länger und etwas dicker als bei *eucera*, im basalen Drittel gebogen, das verdickte Ende nimmt etwas mehr als 1/4 seiner Länge ein, am breitesten vor dem distalen Zehntel, dort doppelt so breit wie vor der Verdickung; gut 7 mal länger als an der breitesten Stelle breit, 2 (♂♂) bis 2,2 mal länger als das Endglied der Kiefertaster, etwa 5 mal länger als der Pedicellus (Index 100: 20—21). Pedicellus 2,5—2,6 mal länger als breit, etwa doppelt so lang wie das 3. Glied. Glied 4 ebenso gross, 5 etwa 1,4 mal länger, 6 etwas kürzer, 7 bis um 1/6 länger als das 3. Glied. Das 8. Glied kaum länger als die Hälfte des 7. Das 11. Glied grösser als bei *eucera*, jedoch viel kürzer als das Endglied der Kiefertaster und nur etwas länger als 1/3 des Scapus.

Halsschild etwas länger als breit (Index 46: 44), bei ♂♂ etwas, bei ♀♀ deutlich länger als der Kopf (Index bei ♂♂ 46: 43, bei ♀♀ 46: 40), gegen die Basis konkav abgerundet verjüngt. Beiderseits mit einer sehr tiefen und breiten, geknierten Längsfurche, die nach vorne gegen das proximale Viertel der Halsschildlänge reicht, distalwärts kurz vor der Basis endet. Seitenwölbungen bis 0,07 mm breit, sehr deutlich. Subbasale Grübchen liegen in den Furchen und sind nur im mikroskopischen Präparat sichtbar. Diskus zwischen den Furchen sehr hoch gewölbt, dekliniert gegen die Basis viel steiler als gegen den Vorderrand.

Flügeldecken etwas länger als zusammen breit (Index 59: 57), gegen die Basis abgerundet verjüngt.

Tergit I an der breitesten Stelle so breit wie die Flügeldecken, fast 1,2 mal breiter als an der Basis (Index 57: 48), etwa 1,8 mal breiter als lang. Innere Basalfeldchen kurz dreieckig, manchmal in kurze, sehr feine Kielchen vorgezogen. Äussere Basalfeldchen fast völlig von den Flügeldecken überdeckt, in starke und lange Längskielchen vorgezogen. Diese sind kürzer als bei *browni*, reichen kaum hinter das Basalfünftel des Tergits. Basis zwischen den Basalfeldchen eingedrückt.

Männchen. Kopf ein wenig länger. Stirn zwischen den antennalen Tuberkeln leicht eingedrückt, etwas vorgezogen, Vorderrand konvex, leicht abgerundet deklinierend, von dem Frontoclypeus gut abgegrenzt. Der kleine Frontoclypeus darunter fast senkrecht, flach, sein Unterrand ein wenig vorragend, konvex. Augen ein wenig grösser als bei *eucera*, noch immer sehr klein, merklich kürzer als die Hälfte der Schläfen. Endglied der Kiefertaster länger. Flügeldecken ohne Humeralbeulen. Trochanter I an der Basis mit einem kleinen spitzen Zähnchen. Tibia I in der distalen Hälfte leicht gebogen, ein kleines Zähnchen knapp vor den Apex an der Innenseite. Trochanter II in der Mitte mit starkem langen Dorn. Metasternaleindruck tief, Metasternum beiderseits des Eindruckes distalwärts stärker erhaben. Eindruck des Sternits VI gross, distalwärts erweitert und vertieft, Apikalarand ziemlich ähnlich wie bei *dux*, leichter ausgerandet. Aedoeagus 0,42 mm lang, wie Abbildungen 67 und 68. Innensack zum Teil sehr stark sklerotisiert.

Weibchen. Stirn ohne merkbare Abgrenzung in den kleineren, weniger steil deklinierenden, unten gerade abgestutzten Frontoclypeus übergehend. Augen kleiner, kaum vorragend, etwas länger als 1/3 der Schläfen. Flügeldecken wie bei den Männchen.

Holotypus ♂: Indien, Madras, Nilgiri Hills, Coonoor, 600 m, 16.I.1972 leg. R. Mussard (Mus. Genf).

Paratypen: 4 ♀♀ wie Holotypus und 3 ♂♂ (davon ein ♂ ohne Abdomen) gefunden am selben Tag in der Höhe von 1900 m (alles Mus. Genf).

LITERATUR

- JEANNEL, R. 1949. Les Psélaphides de l'Afrique orientale (Coleoptera). *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, N.s. 29: 1-226.
- JEANNEL, R. 1959. Révision des Psélaphides de l'Afrique intertropicale. *Annls. Mus. r. Congo Belge*, Sér. 8, Sci. Zool. 75: 1-742.
- LELEUP, N. 1970. Contributions à l'étude des Coléoptères Psélaphides de l'Afrique. 7. Une nouvelle sous-tribu de Batrisini de l'Afrique intertropicale. *Bull. Annls. Soc. r. ent. Belg.* 105: 305-341.
- LELEUP, N. et M. J. Célis. 1969. Contributions à l'étude des Coléoptères Psélaphides de l'Afrique. 4. Description d'un genre inédit et d'une nouvelle espèce de Batrisini termitophile de la République Démocratique du Congo. *Bull. Annls. Soc. r. ent. Belg.* 105: 48-52.
- RAFFRAY, A. 1890. Etude sur les Psélaphides. V. Tableaux synoptiques. Notes et synonymie. *Revue Ent.* 9: 81-172.
- RAFFRAY, A. 1890. Etude sur les Psélaphides VI. Diagnoses des espèces nouvelles sur lesquelles sont fondés des genres nouveaux. *Revue Ent.* 9: 193-219, pl. II und III.
- RAFFRAY, A. 1896. Nouvelles études sur les Psélaphides et les Clavigérides. *Annls. Soc. ent. Fr.* 65: 227-284, pl. 10 und 11.
- RAFFRAY, A. 1904. Genera et catalogue des Psélaphides. *Annls. Soc. ent. Fr.* 73: 1-476.
- RAFFRAY, A. 1908. Coleoptera Fam. Pselaphidae. *Genera Insectorum Wytsman*, fasc. 64, 487 pp., pl. 1-9.

Adresse de l'auteur :

Muséum d'Histoire naturelle
Case postale 284
CH-1211 Genève 6
Suisse

Über griechische Pseudoskorpione II: Höhlenpseudoskorpione (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) von Korfu

von

Volker MAHNERT

Mit 18 Abbildungen

Im Zuge der zoologischen Untersuchungen der Ionischen Inseln durch Mitarbeiter des Genfer Museums wurde 1972 auf Korfu auch die Höhle Peristerograva (Pantokrator-Gebirge) oberhalb von Lutses intensiv erforscht. Mein Kollege Dr. Bernd Hauser, Département des Arthropodes, hatte diese Höhle bereits 1960 besucht, aus seinen seinerzeitigen Aufsammlungen hatten BEIER (1963) *Roncus (Parablothrus) corcyraeus* (Pseudoscorp.), STROUHAL (1961) *Graeconiscus paxi* (Isop.) und BRIGNOLI (1972) *Roeweriana hauseri* (Aran.) als neue Arten beschrieben. Unabhängig davon veröffentlichte BOUDOU-SALTET (1972) die Beschreibung von *Dolichopoda steriotisi* n. sp. (Orth.) aus derselben Höhle (? : „Grava Peristerotrypa, au nord de l'île de Corfou“).

Um so grösser war die Überraschung, als beim diesjährigen Wiederbesuch neben dem Wiederfund von *R. (P.) corcyraeus* noch weitere Pseudoskorpionarten auftauchten, von denen eine, der *Neobisium*-Untergattung *Ommatoblothrus* zuordenbar, nachstehend beschrieben werden soll. Weiters konnte eine grössere Serie des *R. corcyraeus* sammelt werden, wodurch sich die Gelegenheit ergab, die Variationsbreite mancher Merkmale zu studieren und einige Ergänzungen zur Originalbeschreibung zu geben. Darüberhinaus werden für die Art Lectotypus und Paralectotypen designiert.

Die Halbhöhle Peristerograva wurde bisher in der Literatur (BEIER, 1963; STROUHAL, 1961, 1966) als „unbenannte Höhle am Nord- (Nordost-) Abhang des

Pantokratorgebirges“ geführt, eine ausführliche Beschreibung ist in STROUHAL (1961) nachzulesen. Der Eingang liegt in 450 m ü.M. Die Pseudoskorpione wurden nahe den Höhlenseitenwänden unter Steinen gefunden, wobei *R. corcyraeus* z.T. auf der Unterseite der auf nassem Moos liegenden Steine auftauchte.

Roncus (*Parablothrus*) *corcyraeus* Beier

Abb. 1—6

1963 *Roncus* (*Parablothrus*) *corcyraeus* Beier, Ord. Pseudoscorpionidea (After-skorpione), Bestimmungsb. Bodenfauna Europas 1: 189-190, fig. 197.

Material und Fundort: Korfu, Höhle Peristerograva im Pantokratorgebirge, oberhalb von Lutses, 450 m, 1g. B. Hauser, 19.4.1960: 1 ♀ (Lectotypus, NHM Wien), 1 ♂ (Paralectotypus, NHM Wien), 1 ♀ (Paralectotypus, MHN Genève) (Ko-60/10) (Lectotypendesignierung 20.5.1972). Gleicher Fundort, 1g. B. Hauser und V. Mahnert, 12.4.1972: 3 ♂ 11 ♀.

BEIER hatten bei der Originalbeschreibung der Art 3 Exemplare vorgelegen, Massangaben wurden nur für ein ♂ und ein (?) ♀ gegeben. Die Nachuntersuchung der Typen ergab einige Abweichungen von den vorliegenden Angaben, ausserdem können die Masse des zweiten (ein wenig kleineren) ♀ aus der Typenserie gegeben werden¹:

Lectotypus ♀ (NHM Wien): Carapax 24 Borsten (2 Borsten waren abgefallen und wurden deshalb übersehen), Carapax etwas länger als breit (1,07 mm—1,00 mm); Femur 4,3 mal länger als breit (1,43 mm—0,33 mm); Tibia $2,5 \times$ (1,21—0,48), Keule $1,3 \times$ länger als Stiel, Keule 0,74 mm, Stiel 0,47 mm; Hand mit Stiel 1,7 mal länger als breit (1,35 mm—0,79 mm), Finger 1,41 mm; Körperlänge 1,35 mm (Palpenabb. 197 in BEIER (1963)).

Paralectotypus ♂ (NHM Wien): Carapax 25 Borsten (7 Borsten am Hinterrand) (1,01 mm—0,94 mm), Tibia 2,6 mal länger als breit (1,16 mm—0,43 mm); übrige Masse wie bei Beier (1963).

Paralectotypus ♀ (MHN Genève): Carapax 24 Borsten 1,2 mal länger als breit (1,05 mm—0,85 mm); Femur 4,2 mal (1,40—0,33); Tibia 2,4 mal (1,15—0,46). Hand 1,6 mal länger als breit (1,26—0,75); Finger 1,32 mm; Körperlänge 3,4 mm.

Ergänzende Beschreibung:

Carapax: 24—26 Borsten (Vorderrand 4—5; Okularreihe 6—9; Medianreihe 6; Hinterrand 6—7); stabil erwies sich innerhalb der 17 vorliegenden Exemplare

¹ Das Verhältnis der Länge zur Breite der einzelnen Körperteile wurde anhand der Mikrometerwerte errechnet, wodurch sich z.T. geringfügige Abweichungen zu den Angaben BEIERS ergeben.

nur die Borstenzahl der Medianreihe; die Borstenzahl der Okularreihe schwankte: bei 2 Exemplaren 8, bei 2 Exemplaren 7; nur je einmal trat eine akzessorische Borste am Vorder- bzw. Hinterrand auf (Abb. 1). Der Unterschied zwischen Länge und Breite des Carapax schwankte ebenfalls in beträchtlichen Ausmass zwischen 0,06 mm und 0,17 mm. Cheliceren: Chelicerenstamm mit 6 Borsten; 16—18 Zähne am festen Chelicerenfinger, 9—10 Zähne am beweglichen. Die Zahnzahl ist relativ konstant, doch konnte auch bei dieser Art das Phänomen der Zahnabnutzung (HELVERSEN, 1969) deutlich festgestellt werden (Abb. 2), sodass nur mehr eine gewellte Lamelle übrigbleibt. Flagellum mit 8 (in einem Fall mit 9) einseitig gefiederten Borsten (Abb. 3). Serrula exterior 39—41 Lamellen.

Pedipalpen: Masse s. Tabelle 1; der Finger ist stets ein wenig länger als die Hand und ein wenig kürzer als das Femur; in einem einzigen Tier war der Finger länger als das Femur (1,41 mm—1,40 mm). Fester Finger mit 84—98 gleichartigen, kleinen, spitzen Zähnen; beweglicher Finger mit 80—86 gleichartigen, flachen Zähnen (einzig die ersten 7 weisen eine deutliche Spitze auf). Trichobothrien-

TABELLE 1.

Relative und absolute Masse (in mm) der Exemplare R. (P.) corcyraeus Beier

	Männchen	Weibchen
Carapax	1,0-1,1 × (1,01-1,05 — 0,88-0,94)	1,0-1,2 × (1,02-1,16 — 0,95-0,97)
Palpen		
Femur	4,1-4,5 × (1,31-1,40 — 0,29-0,31)	3,9-4,3 × (1,28-1,44 — 0,30-0,33)
Tibia	2,6-2,7 × (1,10-1,17 — 0,42-0,43)	2,4-2,6 × (1,11-1,20 — 0,42-0,48)
Hand	1,6-1,7 × (1,17-1,28 — 0,68-0,75)	1,6-1,7 × (1,16-1,35 — 0,70-0,79)
Finger	1,21-1,41	1,20-1,42
I. Laufbein		
Basifemur	3,4-3,7 × (0,66-0,70 — 0,18-0,19)	3,5-3,9 × (0,67-0,73 — 0,18-0,22)
Teloferur	3,0-3,3 × (0,46-0,48 — 0,15-0,18)	2,8-3,2 × (0,44-0,48 — 0,14-0,15)
Tibia	6,1-6,4 × (0,64-0,68 — 0,10)	5,9-6,3 × (0,63-0,68 — 0,10-0,11)
(1) Metatarsus	3,3-3,5 × (0,28-0,30 — 0,08)	3,1-3,6 × (0,28-0,31 — 0,08-0,09)
(2) Telotarsus	6,1-6,9 × (0,47-0,52 — 0,07)	5,8-6,1 × (0,48-0,50 — 0,07-0,08)
Verhältnis 2 : 1	1,6-1,7 ×	1,5-1,8 ×
IV. Laufbein		
(3) Basifemur	1,6-1,7 × (0,52-0,55 — 0,30-0,33)	1,6-1,7 × (0,53-0,55 — 0,30-0,32)
(4) Teloferur	1,8-1,9 × (0,57-0,63 — 0,30-0,33)	1,8-2,0 × (0,58-0,63 — 0,30-0,32)
(3) + (4)	3,5-3,6 × (1,10-1,17 — 0,30-0,33)	3,4-3,7 × (1,14-1,19 — 0,30-0,32)
Tibia	7,2-7,4 × (1,08-1,13 — 0,14-0,15)	7,0-7,2 × (1,09-1,16 — 0,15)
(5) Metatarsus	2,8-2,9 × (0,33-0,34 — 0,11-0,12)	2,9-3,0 × (0,34-0,36 — 0,11-0,12)
(6) Telotarsus	6,1-6,5 × (0,56-0,60 — 0,08-0,09)	5,7-5,9 × (0,55-0,58 — 0,09-0,10)
Verhältnis 6 : 5	1,6-1,7 ×	1,5-1,7 ×

verteilung (Abb. 4): *it* und *et* distal von *t*, *st* ungefähr in gleicher Höhe mit *est* stehend, *et* deutlich distal von *it*; die basalen Trichobothrien des festen Fingers noch proximal von *sb* des beweglichen Fingers.

Tergite: 6, 9—11, 11—12, 10—12, 10—12, 10—12, 11, 11, 9—10, 8—9; auf den letzten beiden Tergiten das sublaterale und mediale bzw. das laterale und mediale Borstenpaar verlängert.

Coxen: Gnathocoxenlobus normal mit 4 Borsten (je einmal mit 3 links und rechts, 3 rechts—4 links, 5 rechts—4 links); Gnathocoxen 9—10 Borsten; Coxen der Laufbeine: Coxa I: 6 Borsten, Coxa II: 6 Borsten; Coxa III: 5 Borsten; Coxa IV: 8 Borsten. Genitalregion des ♂ (Abb. 5) mit zwei Reihen von Borsten (6—14) auf dem Genital-Operculum, mit je einer Gruppe aus 2—3 Borsten (meist 3) links und rechts am caudalen Rand des Genitalöffnung, 8 Borsten im Innern der Genitalkammer. Weibliche Genitalregion mit einer kleinen Gruppe von 10 Borsten auf dem Operkel.

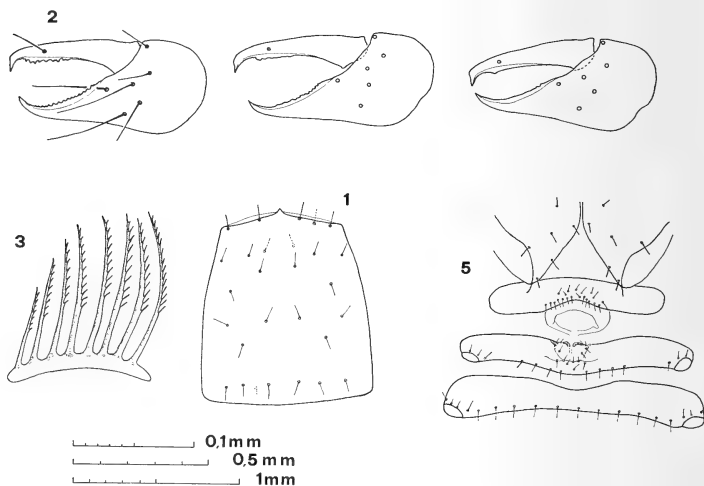


Fig. 1

Roncus (Parablothrus) corcyraeus Beier. 1. Carapax (die fallweise auftretenden akzessorischen Borsten punktiert). 2. Rechte Cheliceren mit verschiedenen Stufen der Zahnabnutzung.

3. Flagellum der rechten Cheliceren. 5. Genitalregion eines ♂.

Mas stab 0,1 mm (fig. 3, 6, 10, 14, 16); 0,5 mm (fig. 2, 9); 1 mm (fig. 1, 4, 5, 7, 13).

Sternite 13—14 Borsten, am Rande der Stigmenöffnung je 2—3 kleine Borsten. Laufbeine: Masse s. Tabelle 1; weder auf der Tibia noch auf den Tarsen des Laufbeins I tritt eine Tastborste oder eine deutlich verlängerte Borste auf. Laufbein IV: Tibia mit einer ca. in der Mitte inserierten Tastborste (TB), die deutlich

kürzer ist als die der Tarsen; Metatarsus an der Basis (am Ende des 1. Sechstels) mit langer TB, die TB des Telotarsus inseriert ca. in der Mitte des 2. Drittels und ist ein wenig kürzer als die des Metatarsus. Die Subterminalborste (Abb. 6) ist gegabelt und spärlich gezähnt. Klauen auf dem Aussenrand mit kleinem Zähnnchen, das aber nicht immer ausgebildet ist.

Die vorliegenden Masse der Telotarsen des Laufbeins I und IV lassen eine geschlechtsdimorphistische Ausbildung vermuten: bei den ♂♂ scheinen sie deutlich schlanker zu sein. Allerdings konnten nur 4 ♂♂ vermessen werden.

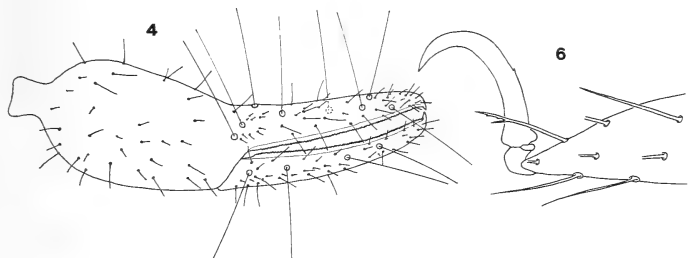


Fig. 2

Roncus (Parablothrus) corcyraeus Beier. 4. rechte Pedipalpenschere (♀).
6. Tarsus des Laufbeins IV.

***Neobisium (Ommatoblothrus) phaeacum* nov. spec.**

Abb. 7—17, Photo 1

Diagnose: Auf die Zugehörigkeit von *phaeacum* n. sp. zur Gattung *Neobisium* verweisen das aus zwei gefiederten Borsten und 6 ungefederten Borsten bestehende Flagellum, die Zahl der Augen (flecken) und die Stellung der Trichobothrien *eb*, *esb* und *ist*. Da trotz der extremen Anpassung an das Höhlenleben noch deutlich 4 Augenflecken zu erkennen sind, ist *phaeacum* n. sp. in die Untergattung *Ommatoblothrus* Beier 1956 zu stellen.

In dieser bislang nur 5 Arten beinhaltenden Untergattung nähert sich die neue Art durch die weit distale Stellung des Tasthaars *ist* den Arten *Neobisium (O.) sardoum* Beier 1956 (Sardinien) und *N. (O.) cerrutii* Beier 1955 (Mittelitalien). Von diesen beiden unterscheidet sie sich jedoch eindeutig durch die relativen und absoluten Körperdimensionen sowie durch die extrem distale Insertion von *ist*, das über 4 mal weiter von *ib* als von der Fingerspitze entfernt ist.

Fundort und Material: Korfu (Ionische Inseln), Pantokratorgebirge, Höhle Peristerograva oberhalb von Lutses, 450 m, 12.4.1972, lg. B. Hauser: 1 ♂ (Holotypus), 2 Tritonymphen (Paratypen) (Typen im MHN Genève) (Jo 72—26).



PHOTO 1

Neobisium (Ommatoblothrus) phaeacum n. sp. (photo G. Dajoz)

Beschreibung (♂-Holotypus): Abdomen und Laufbeine weisslich, Carapax, Cheliceren, und Palpen (ausgenommen Finger) hell rötlich-bräunlich, die Finger auffallen dunkel. Carapax länger als breit (1,1 mal), 20 Borsten (4—6—6—4) (Abb. 7); Augenflecken deutlich erkennbar, Vorderaugen wesentlich grösser als Hinteraugen, um ca. ihren Durchmesser von Carapax-Vorderrand entfernt; wenigstens bei Vorderaugen noch eine sehr schwach gewölbte Linse erkennbar; Epistom deutlich vorragend, stumpf.

Tergite: 4—4—4—4—6—6—8—10—9—7—2 (Analkonus); die submedialen Borsten der letzten drei Tergite verlängert. Genitalregion (Abb. 8): 20 Borsten auf dem Genitaloperkel, Sternit III mit 24 Borsten, davon 18 caudal der Genitalöffnung, und je drei Börstchen am Rand der Stigmenöffnung; im Innern der Genitalkammer 13 kleine Borsten; folgende Sternite: 14 (+ je 3 Stigmalborsten) —16—16—16—16—14—14—2 (Analkonus). Linke Chelicere mit 6 Stammborsten, auf

der rechten Chelicere (Abb. 9) fehlt die Borste *isb*; fester Finger mit 11 Zähnen, beweglicher Finger mit grossem Mittelzahn in der Höhe der Galealborste, distal und proximal davon noch einige wenige Zähnchen; Flagellum (Abb. 10) typisch für die Gattung; Serrula exterior und S. interior mit je 36 Lamellen; Spinnkuppe sehr flach und undeutlich. Pedipalpen (Abb. 11) mehr als doppelt so lang als der Körper; basaler Teil des Femurs zur Gänze, übriges Femur medial, Tibiastiel und proximaler Teil der Tibiakeule wabenförmig strukturiert; Trochanter lateral mit drei flachen Höckern; Femur 8,8 mal länger als breit, sehr kurz gestielt, ab der Mitte leicht keulenförmig verdickt; Tibia sehr schlank, 6,9 mal länger als breit, Keule vom Stiel nur durch einen medianen Tuberkel abgesetzt, Keule 3 mal so lang als Stiel; Gelenksausschnitt sehr klein. Hand sehr schmal, fast parallelseitig, mit Stiel 3,9 mal länger als breit, gegen die Fingerbasis nur unmerklichb verjüngt, Finger einwärts gebogen, fester Finger etwas länger als der bewegliche, beide sich am Ende überkreuzend; beide Finger kürzer als das Femur, aber wesentlich länger als die Hand mit Stiel; fester Finger mit 169 gleichförmigen, kleinen Zähnen, deren Spitze etwas nach hinter gerichtet ist; beweglicher Finger mit 139 flachen Zähnen; beide Finger bis an die Basis bezahnt; die basalen Trichobothrien (Abb. 12) in einer Gruppe vereinigt, *eb* unmerklich distal (!) von *esb* stehend, die distalen Tasthaare ebenfalls zu einer engen Gruppe vereinigt, *it* distal von *et*, *it-esb-et* ungefähr gleich weit von einander entfernt, *ist* 4,4 mal weiter von *ib* als von der Fingerspitze entfernt (2,58 mm—0,58 mm). Im Vergleich zu den Trichobothrien des festen Fingers steht *b* ein wenig distal von *ib*, *sb* deutlich distal von *isb*; *t* zwischen *ist* und *est* stehend, deutlich proximal der Gruppe *esb-et-it*, *st* von *t* ein wenig weiter entfernt als *sb* von *b*. Lobi der Gnathocoxen mit je 5 Borsten, Coxen der Pedipalpen (Abb. 13) 10—11 Borsten; Lateraleck der Coxa I spitz vorgezogen, transparent, Medialeck (Abb. 14) stumpf vorgezogen, mit 4 Zähnchen und ca. 7 Randbörstchen. Laufbein I: Basifemur 8,4 mal; Telofemur 6,3 mal; Tibia 9,6 mal; Metatarsus 7,7 mal; Telotarsus 9,3 mal länger als breit; auf keinem der Glieder insertiert eine Tastborste. Laufbein IV (Abb. 15): Trochanter 3,0 mal; Basifemur 3,4 mal; Telofemur 4,3 mal (beide zusammen 7,8 mal); Tibia 13,1 mal; Metatarsus 7,3 mal; Telotarsus 11,5 mal länger als breit; Telotarsus 1,2 mal länger als Metatarsus; Tibia mit einer verlängerten Borste, Metatarsus an der Basis, Telotarsus nach der Mitte mit einer langen Tastborste; Subterminalborste (Abb. 16) verzweigt.

Beschreibung der Tritonymphen (Paratypen): da sich die beiden Tritonymphen in ihren absoluten und relativen Proportionen beträchtlich unterscheiden, werden diese in Tabelle 2 gegenübergestellt. Vom Holotypus unterscheiden sich die Exemplare in folgenden Merkmalen:

Tritonymphe 1 (grösseres Ex.): Carapax 21 Borsten (4—6—7—4); Tergite: 4—4—3—4—6—5—6—7—8—8 (auf den letzten zwei Tergiten die medialen Borsten sehr kurz, die submedialen verlängert). Sternite: 14—12—11—11—11—

12—11—10; Linke Chelicere mit 5, rechte mit 6 Stammborsten, Spinnhöcker deutlich, aber flach; auf dem beweglichen Finger ein deutlicher Mittelzahn, distal und proximal leichtgewellte, hohe Lamelle, fester Finger mit 8 Zähnen; Serrula exterior mit 33 Lamellen, S. interior mit 28 Lamellen. Pedipalpen: fester Finger mit 135 Zähnen, beweglicher Finger mit 125 Zähnen; Finger (im Gegensatz zum adulten Exemplar !!) länger als das Femur; Verteilung der Trichobothrien s. Abbildung 17; *esb* deutlich distal von *eb* stehend. Gnathocoxen-Lobus rechts mit 4, links mit 3 Borsten; Medialeck der Coxen des Laufbeins I mit 3 Zähnchen und ca. 4 Börstchen. Telotarsus des Laufbeins IV 1, 4 mal länger als Metatarsus.

Tritonymphe 2: Carapax 24 Borsten (4—6—9—5); Tergite: 4—4—4—4—6—6—7—8 (mediales Paar sehr kurz) — 9 (mediale drei Borsten kurz) — 9 — 9 (die submedialen Borsten der letzten zwei Tergite verlängert). Sternite: 7—14—15—12—14—15—12—4 Linke Chelicere mit 5, rechte mit 6 Stammborsten, Flagellum mit 7 Borsten (davon 2 gefiedert), Serrula exterior 33 Lamellen, S. interior 27 Lamellen. Gnathocoxen-Lobi mit je 3 Borsten; Coxa I links 6, rechts 6 Borsten, Coxa II 5—6, Coxa III 5—5, Coxa IV 8—8. Telotarsus des Laufbeins IV 1,4 mal länger als Metatarsus; der Telotarsus der Nymphen ist in der Mitte (ca. in der Höhe der Tastborste) am dicksten und verjüngt sich danach rasch; beim ♂ verjüngt sich der Telotarsus gleichmässig von der Basis ab.

TABELLE 2.

Relative und absolute Masse (in mm) der Exemplare N.(0.) phaeacum n. sp.

	<i>Tritonymphe 2</i>	<i>Tritonymphe 1</i>	<i>adultes ♂</i>
Palpen:			
Femur	7,2 × (2,26—0,31)	8,0 × (2,40—0,30)	8,8 × (3,65—0,41)
Tibia	5,3 × (1,85—0,34)	6,1 × (2,05—0,33)	6,9 × (3,03—0,44)
Stiel	0,49	0,56	0,76
Hand + Stiel	2,8 × (1,47—0,50)	3,1 × (1,63—0,51)	3,9 × (2,30—0,58)
Stiel	0,25	0,27	0,46
Finger fest/bewegl.	2,52/2,47	2,81/2,73	3,54/3,45
IV. Laufbein:			
Trochanter	2,3 × (0,72—0,30)	2,5 × (0,76—0,30)	3,0 × (1,08—0,34)
Basi- + Telofemur	6,2 × (2,03—0,31)	6,9 × (2,18—0,31)	7,8 × (3,13—0,40)
Tibia	9,5 × (1,76—0,18)	10,5 × (1,90—0,18)	13,1 × (3,07—0,23)
Metatarsus	5,1 × (0,74—0,14)	5,4 × (0,80—0,14)	7,3 × (1,27—0,17)
Telotarsus	7,8 × (1,10—0,14)	8,4 × (1,18—0,14)	11,5 × (1,63—0,14)
Carapax	1,1 × (1,14—1,01)	1,1 × (1,22—1,11)	1,1 × (1,57—1,38)
Körperlänge	4,0	4,5	5,2

Derivatio nominis: Der Name leitet sich vom lateinischen Adjektiv „phaeacus phäakisch, vom Phäakenland (= Korfu) stammend“ her.

Durch den Besitz von vier (zwar reduzierten, aber noch deutlich sichtbaren) Augen trotz einer sehr weitfortgeschrittenen Anpassung an das Höhlenleben und durch das Fehlen akzessorischer Zähne am beweglichen Palpenfinger ist *phaeacum*

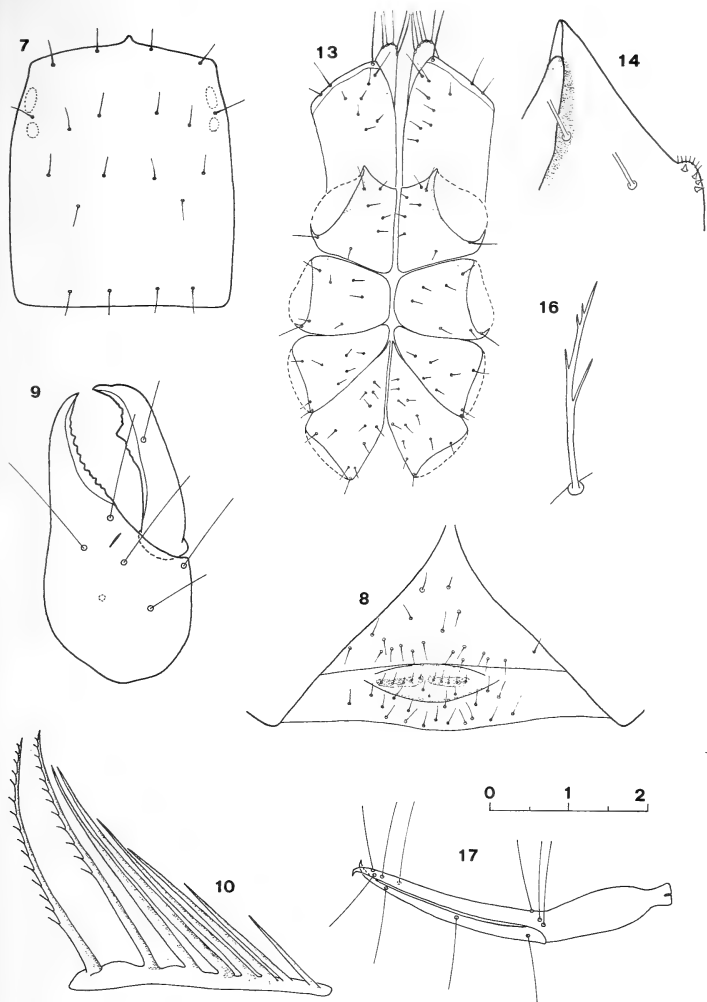


Fig. 3

Neobisium (Ommatoblothrus) phaeacum n. sp. ♂ (Holotypus). 7. Carapax. 8. Genitalregion. 9. Rechte Chelicere. 10. Flagellum der rechten Chelicere. 13. Coxen der Pedipalpen und Laufbeine I-IV. 16. Subterminalborste. 17. Linke Pedipalpenschere (Tritonymphe, Paratypus).

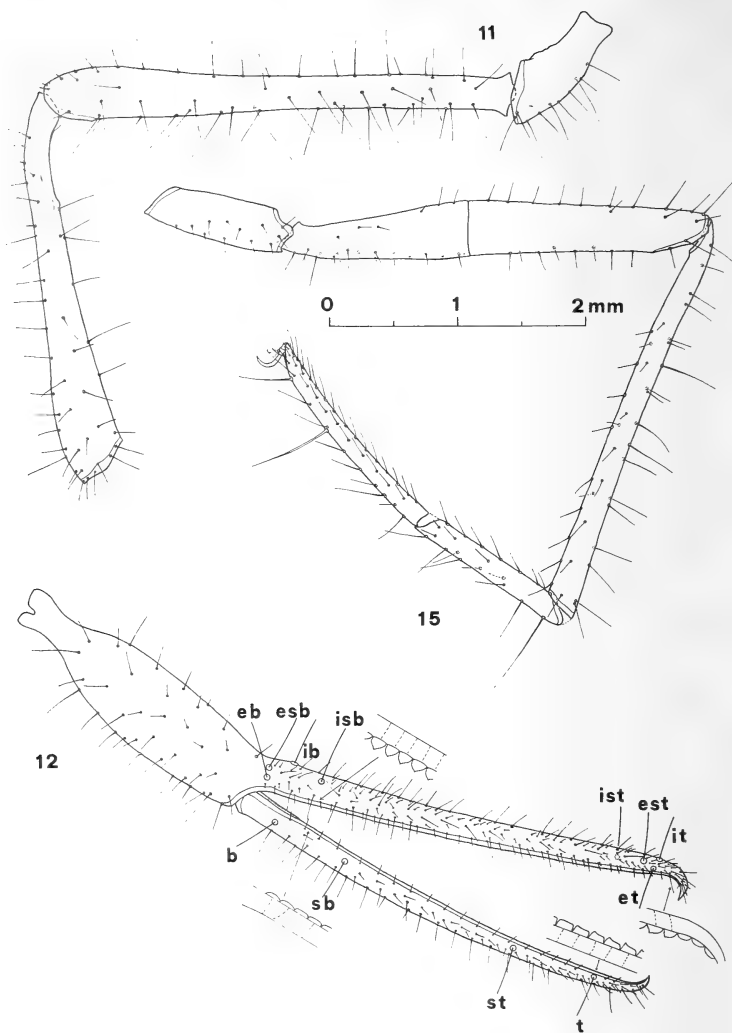


Fig 4

Neobisium (Ommatoblothrus) phaeacum n. sp. ♂ (Holotypus).
 11. und 12, Linke Pedipalpe. 15. Laufbein IV.

n. sp. nach BEIER (1963) und VACHON (1967) in die Untergattung *Ommatoblothrus* Beier 1956 zu stellen. In den Schlüssel von BEIER (1963) ist die neue Art folgendermassen einzureihen:

- 76 (p. 129) Beweglicher Chelicerenfinger mit breiten, stumpfen Zahn; Carapax mit 4 Hinterrandborsten . . . 77
- 76* Beweglicher Chelicerenfinger mit einer lamellenförmigen, feingezähnelten Erhebung; Carapax mit 6—8 Hinterrandborsten . . .
N. (O.) staudacheri Hadzi; *N. (O.) cerrutii* Beier;
N. (O.) sardoum Beier
- 77 Tasthaar *ist* nur wenig distal der Fingermitte stehend . . .
N. (O.) patrizii Beier
- 77* Tasthaar *ist* weit distal der Fingermitte stehend, aber noch proximal von *st* des beweglichen Fingers . . .
N. (O.) henroti Beier
- 77** Tasthaar *ist* weit distal der Fingermitte und distal von *t* des beweglichen Fingers . . .
N. (O.) phaeacum n. sp.

Allerdings sagt dieser Schlüssel nichts über die wirklichen Verwandtschaftsbeziehungen der Arten aus, und es scheint nicht verfehlt, eine nähere Beziehung der neuen Art mit der (im Schlüssel) deutlich abgesonderten mittelitalienischen Art *N. (O.) cerrutii* Beier zu postulieren: *N. phaeacum* n. sp. könnte (so weit bis jetzt bekannt) das am höchsten spezialisierte Glied einer Entwicklungsreihe sein, die, von einer unbekannten freilebenden Art ausgehend, *N. cerrutii* und *N. patrizii* (?) umfasst.

Die Zugehörigkeit von *N. patrizii* zu dieser phylogenetischen Reihe ist allerdings aufgrund der Stellung des Tasthaars *ist* nahe der Fingermitte nicht sicher. Der Vergleich der Trichobothrienstellung der Tritonymphen und des adulten ♂ von *phaeacum* n. sp. lassen, bei Annahme einer einzigen vorwiegend tätigen Wachstumszone (GABBUTT und VACHON, 1967; GABBUTT, 1969) den Schluss zu, dass diese am festen Finger proximal von *ist*, am beweglichen proximal von *st* lokalisiert ist. Dies führt, allerdings unter Berücksichtigung auch noch anderer Faktoren, zu der weit distalen Stellung der Tasthaare *ist* und *st* bei *cerrutii* und *phaeacum*. Obgleich *patrizii* im Vergleich zu *cerrutii* höher spezialisiert zu sein scheint (schlankere und längere Palpenglieder, stärkere Reduzierung der Augen), sind *ist* und *st* nicht allzu weit von der Fingermitte inseriert (BEIER, 1963; Fig. 129); der Wachstumsprozess der Palpenfinger könnte also unterschiedlich zu dem der beiden anderen Arten verlaufen. Dies wiederum könnte auf zwei verschiedene freilebende Ausgangsformen dieser spezialisierten Arten hindeuten. Dieser Gedankengang stützt sich allerdings auf die Hypothese, dass bei der Verlängerung der Palpenfinger im Laufe der Spezialisierung eine ähnlich gelagerte Wachstumszone auftritt wie in der ontogenetischen Entwicklung.

N. (O.) phaeacum unterscheidet sich von *N. (O.) cerrutii* ausser in den absoluten und relativen Massen noch der Chaetotaxie des Carapax, der Tergite und des Chelicerenstamms und in der Bezahnung der Chelicerenfinger, doch sind diese Merkmale aufgrund einer gewissen Variabilität und aufgrund von Abnutzungserscheinungen (HELVENSEN, 1969; s.o. *R. corcyraeus*) für die Beurteilung von Verwandtschaftsbeziehungen nur bedingt verwendbar. Die Ähnlichkeit der beiden Arten in der Form der Palpenglieder (z.B. drei flache Trochanterhöcker) und in der Trichobothrienstellung lässt jedenfalls auf eine phylogenetische Verwandtschaft dieser beiden Arten schliessen.

Zwei Phänomene sind bei der Betrachtung der Tritonymphen und des adulten Tieres von *phaeacum* n. sp. erwähnenswert (offen bleibt, ob sich diese Feststellung auch innerhalb eines grösseren Materials bewahrheitet): Die beiden Tritonymphen weisen beträchtliche Unterschiede untereinander in den absoluten Massen und in den relativen Proportionen der Palpenglieder und der Glieder des Laufbeins IV auf; der Telotarsus des Laufbeins IV ist weiterhin bei den Tritonymphen fast um die Hälfte länger als der Metatarsus, beim adulten Exemplar jedoch nur mehr 1,2 mal länger. Anscheinend weist der Metatarsus beim Übergang von der Tritonymphe zum Adulttier eine stärkere Wachstumsrate auf als der Telotarsus. Beide Tritonymphen besitzen eine höhere Borstenzahl auf dem Carapax als das Adulttier, wobei die kleinere Nymphe die höchste Anzahl aufweist. Die Chaetotaxie ist hier, allerdings nur an drei Exemplaren beurteilbar, regressiv, was in Widerspruch zu den beispielsweise bei *C. ischnocheles* erlangten Befunden (GABBUTT und VACHON, 1963) steht.

Neben den zwei besprochenen Arten *Roncus (P.) corcyraeus* Beier und *Neobisium (O.) phaeacum* n. sp. konnten noch je ein Exemplar einer *Chthonius*-Art (aff. *ischnocheles*) und einer nicht näher bestimmbar *Roncus*-Art in der Höhle gesammelt werden. Beide diese Arten weisen keinerlei Anpassung an ein Höhlenleben auf. Erstaunlich ist, dass in der Höhle Peristerograva auf engstem Raum (alle Pseudoskorpione wurden auf einer Fläche von ca. 4 m² gefunden) vier so unterschiedlich spezialisierte Arten zusammenleben. Noch bemerkenswerter ist jedoch die Tatsache, dass in einem so kleinem Gebirgsmassiv, wie es der Pantokrator darstellt, drei verschiedene Arten hochspezialisierter Höhlenpseudoskorpione leben: neben den besprochenen Arten der Untergattungen *Parablothrus* und *Ommatoblothrus* ist aus einer Pantokratorhöhle (Tropfsteinhöhle oberhalb von Barbati) noch *Neobisium (Blothrus) odysseum* (Beier, 1929) bekannt.

ZUSAMMENFASSUNG

Aus der Höhle Peristerograva im Pantokrator-Gebirge auf Korfu (Griechenland) wird *Neobisium (Ommatoblothrus) phaeacum* n. sp. beschrieben. Die

Beziehungen zu anderen Arten dieser Untergattung werden erörtert. Weiters wird eine ergänzende Beschreibung des aus derselben Höhle gemeldeten *Roncus* (*Parablothrus*) *corcyraeus* Beier mit gleichzeitiger Lectotypen-Designierung vorgenommen.

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce de pseudoscorpion cavernicole, *Neobisium* (*Ommatoblothrus*) *phaeacum* n. sp., est décrite, habitant la grotte Peristerograva (Mt Pantokrator, près de Lutses) au nord de l'île de Corfou. Les relations entre *phaeacum* n. sp. et les autres espèces de ce sous-genre sont discutées. Les lectotypes sont désignés en donnant une redescription de *Roncus* (*Parablothrus*) *corcyraeus* Beier, connu de la même grotte.

SUMMARY

A new cavernicolous species of the pseudoscorpion genus *Neobisium*: *N.* (*Ommatoblothrus*) *phaeacum* n. sp. is described from the cave Peristerograva (Pantokrator) on Corfu (Greece). Taxonomical relations are discussed. Giving a supplementary description of *Roncus* (*Parablothrus*) *corcyraeus* Beier the lectotypes are designed. The two species had been found in the same cave.

Danksagung

Herrn Alekos Syriótis, Bürgermeister von Lutses, danke ich für seine Liebenswürdigkeit, uns zur Höhle geführt zu haben, und für seine Gastfreundschaft. Herrn J. Gruber, Museum Wien, gilt mein Dank für die Übersendung der Typen des *R. corcyraeus*; ebenso bin ich meinem Freund, B. Hauser, für zahlreiche Anregungen verpflichtet.

LITERATUR

- BEIER, M. 1963. Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione). *Bestimmungsb. Bodenfauna Europas* 1: 313 s.
- BOUDOU-SALTET, P. 1972. Les Dolichopodes (Orth. Rhaph.) de Grèce. V. Deux nouvelles espèces: *Dolichopoda naxia* et *D. steriotisi*. *Biol. gallo-hellenica* 4 (1): 99-108.
- BRIGNOLI, P. M. 1972. Su alcuni ragni cavernicoli di Corfù (Arachnida, Araneae). *Revue suisse Zool.* 79 (2): 861-869.
- GABBUTT, P. D. 1969. Chelal growth in pseudoscorpions. *J. Zool. Lond.* 157: 413-427.
- GABBUTT, P. D. und M. VACHON. 1963. The external morphology and life history of the pseudoscorpion *Chthonius ischnocheles* (Hermann). *Proc. zool. Soc. Lond.* 140 (1): 75-98.

- GABBUTT, P. D. and M. VACHON. 1967. The external morphology and life history of the pseudoscorpion *Roncus lubricus*. *J. Zool., Lond.* 153: 475-498.
- HELVENSEN, O. v. 1969. *Roncus (Parablothrus) peramae* n. sp., ein troglobionter Neobisiidae aus einer griechischen Tropfsteinhöhle (Arachnida: Pseudoscorpiones: Neobisiidae). *Senckenberg. biol.* 50 (4/3): 225-233.
- STROUHAL, H. 1961. Eine neue Höckerassel von Korfu (*Isop. terr.*). (31. Beitrag zur Isopodenfauna der Balkanhalbinsel). *Annln. naturh. Mus. Wien* 64 (1960): 178-184.
- STROUHAL, H. 1966. Ein weiterer Beitrag zur Süßwasser- und Landasselfauna Korfus mit einem Anhang: Eine neue *Asellus coxalis* — Subspezies von Zante. *Sbr. öst Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. I*, 175 (9/10): 257-315.
- VACHON, M. 1967. *Neobisium (Roncobisium) allodontatum* n. sg., n. sp. de Pseudoscorpion Neobisiidae (Arachnides) habitant une caverne du département de Saône-et-Loire, France. *Int. J. Speleol.* 2 (4): 363-367.

Adresse de l'auteur :

Muséum d'Histoire naturelle
Case postale 284
CH-1211 Genève 6
Suisse

Les Trichoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

(Situation en 1970-1971)

par

Lazare BOTOŠANEANU

et

Fernand SCHMID

Avec 11 figures dans le texte

INTRODUCTION

La collection de Trichoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève présente un grand intérêt, car elle a été primitivement constituée par les collections des deux pionniers genevois F.-J. PICTET et son fils A.-E. PICTET.

Il nous faut d'abord dire quelques mots de l'œuvre de ces deux auteurs anciens. Les recherches de F.-J. PICTET ont été effectuées dans les années 1830-1833. Elles portent sur les espèces du bassin du Léman, que cet auteur a capturées, principalement aux environs de Genève, dans le Jura et en Savoie. Les résultats sont réunis dans un ouvrage remarquable pour le temps : *Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides*. En effet, F.-J. PICTET fut le premier auteur qui entreprit des recherches réellement compréhensives sur les insectes

qui étaient alors considérés comme formant la famille des Phryganéides. Son ouvrage est vraiment monographique et contient une foule de renseignements nouveaux pour l'époque et touchant à tous les aspects de l'étude de ces insectes : affinités, morphologie, anatomie, éthologie, écologie, classification et taxonomie. PICTET essaya d'associer les stades jeunes et adultes par des élevages et il y a réussi pour 52 de ses espèces. Cela lui a permis d'établir une nouvelle classification de la famille basée sur des caractères naturels, pris simultanément dans les trois stades. 119 espèces sont décrites. De ce nombre 28 sont considérées comme déjà connues et 91 données comme nouvelles. Les recherches ultérieures et en particulier les travaux de McLACHLAN montrèrent que 35 de ces dernières seulement sont valides, quoique deux d'entre elles, *Halesus ruficollis* et *Micrasema microcephalum*, ont encore un statut douteux. Quelques années plus tard, F.-J. PICTET publia encore : *Descriptions de quelques nouvelles espèces de Névroptères du Musée de Genève* qui contient la description d'une espèce inédite du Brésil.

La contribution de A.-E. PICTET est beaucoup plus modeste. Son unique ouvrage, *Synopsis des Névroptères d'Espagne*, contient les résultats d'investigations effectuées dans les Pyrénées et en Espagne en 1859, en compagnie de MEYER-DÜR. 24 espèces sont traitées. De ce nombre 3 seulement sont incontestablement valides, 2 sont douteuses et 3 appartiennent au genre *Sericostoma* dont de multiples formes très étroitement apparentées n'ont pas encore pu être définitivement tirées au clair.

Malheureusement, dans la seconde moitié du siècle dernier, une bonne partie de la collection de F.-J. PICTET a été dispersée. Lui-même envoya de nombreux spécimens à HAGEN, dans la collection duquel ils se trouvent toujours. Cette dernière est actuellement déposée au Museum of Comparative Zoology, à Amherst, Massachusetts. D'autres exemplaires sont au British Museum (Natural History) à Londres et au Zoologisches Museum der Humbolt-Universität, à Berlin. P. ZWICK (1972) a récemment publié les résultats de sa révision des Plécoptères du Muséum, précédée de l'histoire de la collection des deux PICTET. Les considérations historiques de cet auteur s'appliquant pour la plupart aussi à la collection de Trichoptères, nous ne les répétons pas ici, mais, avec lui, nous déplorons le fait que la collection ait, avec le temps, perdu beaucoup de son authenticité.

Actuellement, la plupart des spécimens de la collection sont des insectes achetés à la fin du siècle dernier à plusieurs entomologistes suisses : PAUL (localités valaisannes), MEYER-DÜR (Burgdorf), STANDFUSS (Zurich, Riesengebirge). Il y a également passablement de spécimens de McLACHLAN étiquetés à tort « type de McL » et de KOLENATI (Saint-Petersbourg). Les spécimens espagnols de A.-E. PICTET ont été aussi en partie dispersés mais c'est parmi ceux qui restent que nous avons trouvé la plupart des types intéressants. SCHMID a passablement enrichi la collection par de nombreux spécimens provenant de ses propres chasses en Suisse et en Espagne et d'Amérique du Nord.

En 1943 et 1944, F. SCHMID a entrepris une révision de la collection. Il en a déterminé et étiqueté tous les spécimens de façon aussi exacte qu'il était alors possible, mais sans chercher à désigner de types.

En 1970 et 1971, acceptant l'invitation du conservateur du Muséum, le Dr B. HAUSER, L. BOTOSANEANU a entrepris une révision quasi complète de la collection conservée à sec. Il l'a trouvée en général dans l'état où l'avait laissée F.S. et il y a intégré tous les autres Trichoptères adultes des collections du Muséum, non conservés en alcool. Plus de 120 préparations microscopiques de génitalia ont été effectuées par L.B. En principe, les insectes portant une étiquette d'identité de F.S. en ont reçu une seconde « révision L. BOTOSANEANU ». Ceux qui ne portaient pas une telle mention, ont reçu « det. L. BOTOSANEANU ». Dans certains cas peu nombreux, L.B. s'est abstenu d'ajouter ses propres étiquettes à celles des exemplaires déterminés par F.S. ou non. Toutes les figures illustrant ce travail ont été exécutées par L.B. Actuellement, l'ensemble des Trichoptères conservés à sec est contenu dans 26 cadres neufs. Une petite collection conservée en alcool n'a pas été révisée.

Dans notre effort pour dépister des syntypes des espèces des deux PICTET, afin de désigner des lectotypes, nous avons utilisé certaines indications pratiques de ZWICK, malheureusement avec des résultats limités. Néanmoins, nous avons exigé que les spécimens remplissent les conditions suivantes : qu'il y ait une certitude suffisante qu'ils proviennent bien de la collection des deux PICTET, que la localité de capture soit citée dans la description originale, que la date de capture corresponde avec les années de recherches des deux entomologistes et enfin que les spécimens soient en assez bon état pour avoir conservé leurs caractères spécifiques. C'est pourquoi nous avons dû négliger les exemplaires réduits à quelques ailes collées sur un carton.

Les types désignés dans les pages suivantes sont :

Hydropsyche pictetorum n. sp. holotype ♂ et 6 paratypes ♂♂.

Macronema lineatum F.-J. Pictet, lectotype ♂.

Sericostoma minutum F.-J. Pictet = *Oligoplectrum maculatum* Fourcroy, lectotype ♂.

Platyphylax pallescens McLachlan = *Platyphylax frauenfeldi* Brauer, lectotype ♂.

Silo graellsii A.-E. Pictet, lectotype ♂.

Sericostoma baeticum A.-E. Pictet, lectotype ♀.

Sericostoma pyrenaicum A.-E. Pictet, lectotype ♂.

Sericostoma selysi A.-E. Pictet, lectotype ♂.

Pour des renseignements divers, nous sommes redevables à Messieurs D. G. DENNING, F. C. J. FISCHER, O. S. FLINT, D. E. KIMMINS et G. B. WIGGINS, que nous remercions bien ici.

LISTE DES ESPÈCES

Rhyacophilidae

- Rhyacophila*¹ *albardana* McL. : 1 ♂ du Valais, 4 ♀♀ « Alpes ».
- R. aquitana* McL. : 2 ♂♂ du canton de Vaud.
- R. aurata* Brau. : 2 ♂♂ 1 ♀ du canton de Vaud.
- R. dorsalis* Curt. : bonne série de Suisse, « Europe », « Europe centrale », ou sans provenance.
- R. fasciata* Hag. : quelques exemplaires de Suisse et 1 ♂ de Dinant, Belgique.
- R. glareosa* McL. : 1 ♂ et 1 exemplaire sans abdomen de Suisse.
- R. hirticornis* McL. : 2 ♂♂ de Suisse.
- R. intermedia* McL. : une bonne série de Suisse.
- R. laevis* Pict. : 5 exemplaires du canton de Vaud. Plusieurs ailes (de deux ex. au moins) sont collées sur un petit carton et accompagnées d'une étiquette probablement de la main de F.-J. PICTET : « *Laevis* Pict. Chamounix ». C'est la station typique, mais, vu l'état de ce matériel, nous ne pensons pas qu'il soit possible de le désigner comme lectotype.
- R. meyeri* McL. ? : 1 ♀ du Tessin.
- R. munda* McL. ? : 1 seul exemplaire en fort mauvais état, sans abdomen, avec la mention « Eur. sept. » et étiquettes de la collection MACLACHLAN.
- R. nubila* Zett. : 1 ♂ de Besztercebánya (= Banská Bistrica) Tchécoslovaquie, det. PONGRÁCZ.
- R. oblitterata* McL. : pauvre série : 3 ♀♀ et 4 exemplaires sans abdomen, presque tous des Riesengebirge, mais 1 exemplaire sans abdomen d'« Europe » (coll. McL.).
- R. oreta* Ross : 1 ♂ d'Ogden Canyon, Utah.
- R. pascoei* McL. : 1 ♂ 1 ♀ de Genève.
- R. philopotamoides centralis* Schm. : 2 ♂♂ du canton de Vaud.
- R. polonica* McL. : 2 ♂♂ et 1 exemplaire sans abdomen des Riesengebirge.
- R. praemorsa* McL. : 1 ♂ du canton de Vaud et 1 ♂ de Saint-Béat, Pyrénées.
- R. pubescens* Pict. : 2 ♂♂ 2 ♀♀ de Suisse. Et plusieurs ailes, probablement de 2 exemplaires, collées sur un carton, avec étiquette « *Pubescens* Pict. Genève ». Il s'agit peut-être de syntypes, mais il n'est pas possible de désigner un lectotype d'après un tel matériel.
- R. stigmatica* Kol. : 1 ♂ d'Engadine.

¹ La plupart des ♀♀ de *Rhyacophila* n'ont pas été soigneusement révisées par L.B.

- R. torrentium* Pict. : 3 ♂♂ du Valais (leg. SCHMID). 1 exemplaire probablement de la collection F.-J. PICTET mais sans abdomen et à ailes endommagées étiquetté « Cresta-Alpes ». 1 ♀ étiquetée par F.S. comme *torrentium*, probablement de la collection F.-J. PICTET et avec étiquette peut-être de sa main : « *Rhyacophila* Pict. vulgaris Pictet var. VIII 37 1/5.
- R. tristis* Pict. : une longue série de ♂♂ de Suisse, parfois avec étiquette « coll. Pictet », mais aucun qui puisse être considéré comme syntype car aucun ne vient des localités données par PICTET pour *tristis* ou pour ses synonymes *umbrosa*, *angularis* et *biguttata*. Les ♀♀ sont pour la plupart de Suisse, mais quelques-unes d'« Europe » ou sans provenance. Il n'est pas impossible que certaines des ♀♀ soient des syntypes (Genève ou environs), mais désigner un lectotype ♀ est chose à éviter. Les spécimens les plus intéressants du point de vue historique sont ceux qui se réduisent, malheureusement, à quelques ailes collées sur des cartons. L'étiquette dans l'un des cas est « *Tristis* Pict. Servoz », probablement de la main de F.-J. PICTET, qui mentionne parmi ses localités typiques « petit vallon de Châtelard, près Servoz ». Dans le second cas : « *angularis* Pict. Genève », toujours de la main de F.-J. PICTET qui mentionne dans la description originale « Environs de Genève ».
- R. vacua* Milne : 4 ♂♂ de Wellington, Colombie britannique.
- R. vulgaris* Pict. : plusieurs ♂♂ de Suisse, des Riesengebirge ou sans provenance. Quelques ♀♀ ainsi déterminées par F.S., pour la plupart de Suisse. Il y a aussi un carton supportant quatre ailes étiquetté « *Venusta* Pict. Châtelard » ce qui est évidemment une erreur puisque *venusta* est de HAGEN. Il est donc impossible de désigner un lectotype.
- R. vuzana* Milne : 3 ♂♂ 1 ♀ de S. Vancouver Isl., Colombie britannique.

Glossosomatidae

- Glossosoma boltoni* Curt. : 2 ♂♂ déterminés par F.S. et aussi par Döhler comme *vernale* Pict., dont le premier est de Genève (coll. PICTET ?). Le second (« Europe ») vient de la collection McLACHLAN ; il est accompagné d'une étiquette « *Glos. fimbriatum* St. » et d'une mention de la main de D.E. KIMMINS de 1962 : « This specimen was taken in N. Wales, 1863, by R. McLachlan, and cannot be a Pictet type ». Il y a aussi des ♀♀ déterminées comme *vernale* Pict. par F.S. et aussi par DÖHLER, ainsi que des exemplaires en extrêmement mauvais état de « Suisse » et « Europe ». Un de ces derniers, consistant en trois ailes collées sur un carton, est de Genève (coll. PICTET) et porte une étiquette « *vernalis* Pict. Genève ». Un second, sans abdomen, d'« Eur. centr. » est pourvu d'une étiquette « *Rhyacophila vernalis* Pict. VIII-37 et d'une mention de KIMMINS : « If the date on this specimen - VIII 37 - is correct, it cannot be a lectotype ».

- G. bifidum* (Hag.) McL. : 1 ♂ de Vallorbe, Vaud.
G. conformis Neboiss : 1 ♂ du canton de Vaud.
Agapetus fuscipes Curt. : quelques exemplaires de Suisse.
A. nimbulus McL. : 2 ♂♂ (et 2 ♀♀ ?) de Suisse.
A. ochripes Curt. : 4 ♂♂ (et 3 ♀♀ ?) de Suisse.
Synagapetus iridipennis McL. : 2 ♂♂ 1 ♀ du canton de Vaud.

Hydroptilidae

- Ptilocolepus granulatus* Pict. : 2 ♂♂ 1 ♀ de Suisse. Pas de syntype.
Stactobia eatoniella McL. : 1 ♂ du Valais.
S. moselyi Kim. : 1 ♂ du Valais.
Stactobia sp. : 2 exemplaires sans abdomen, det. F.S., comme *fuscicornis*, les deux du canton de Vaud sont très probablement *eatoniella* McL.
Orthotrichia costalis Curt. : 2 ♂♂ du canton de Vaud.
Oxyethira falcata Mort. : 4 ♂♂ 1 ♀ du Valais.
O. flavicornis Pict. : 1 ♂ du canton de Vaud ne pose pas de problème, mais 2 ♀♀ et 2 exemplaires sans abdomen sont introduits ici sans certitude.
O. simplex Ris : 1 ♂ 2 ♀♀ du Valais.
Agraylea multipunctata Curt. : 3 ♂♂ et 1 exemplaire sans abdomen du canton de Vaud.
A. sexmaculata Curt. : 3 ♂♂ du canton de Vaud.
Hydroptila forcipata Eat. : 2 ♂♂ 1 ♀ de Suisse.
H. occulta Eat. : quelques exemplaires de Suisse.
H. rheni Ris : 1 ♂ de Vallorbe, Vaud.
H. tineoides Dalm. : une petite série de Suisse.
H. valesiaca Schm. : 1 ♂ de Praz-de-Fort, Valais.
H. vectis Curt. : 6 spécimens du canton de Vaud.

Philopotamidae

- Dolophilodes (Dolophilodes) dorcus* Ross : 3 ♂♂ 1 ♀ de South Vancouver IIs., Colombie britannique.
D. (Sortosa) chilensis Nav. : 2 ♂♂ de Talca, Chili.
*Philopotamus*¹ *ludificatus* McL. : longue série de Suisse et des Riesengebirge.
P. montanus montanus Don. : 6 ♂♂ (2 ♀♀ ?) du canton de Vaud et des Riesengebirge.

¹ Les ♀♀ de *Philopotamus* n'ont pas été soigneusement revues par L.B.

P. montanus insularis McL. : 1 ♂ de Guernsey, ex. collection MACLACHLAN, portant une étiquette ultérieurement ajoutée « Island », ce qui est évidemment une erreur. Aussi 1 ♀ sans « Guernsey », mais avec le même « Island » impossible. Le ♂ avait été déterminé comme *Philopotamus insularis* McL.

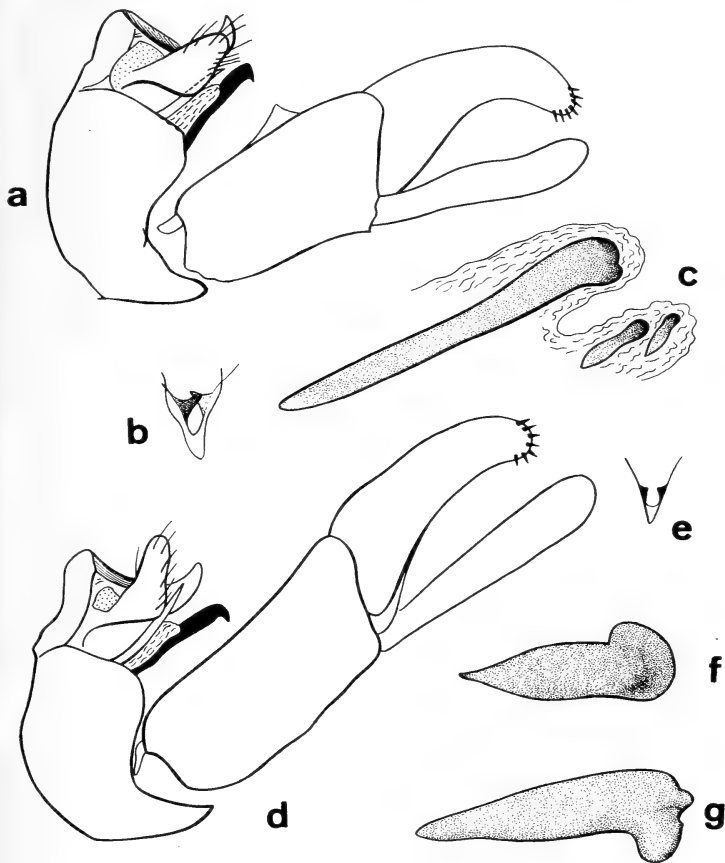


FIG. 1.

a, b, c : génitalia ♂ de *Philopotamus montanus insularis* McL de Guernsey (A : vue latérale ; B : les dents de la face médiane des coxopodites, vue ventrale ; C : l'armature de l'endothèque phallique).
 d, e, f, g : génitalia ♂ de *Philopotamus montanus siculus* Hag. de Camigliatello, Calabre (D : vue latérale ; E : les dents de la face médiane des coxopodites, vue ventrale ; F et G : deux vues différentes de l'épine de l'endothèque phallique).

L'étude de l'armature génitale montre (fig. 1 a, b, c) l'aspect absolument typique de *montanus*. Mais tenant compte de la coloration particulière des ailes, bien décrite par MACLACHLAN, et aussi du facteur d'isolation géographique, nous considérons, quoique avec quelque doute, *insularis* comme une bonne race géographique de *montanus*.

P. montanus siculus Hag. : 1 ♂ de Camigliatello, Calabre, 24-VI-1952 (F. SCHMID leg.). L'examen de ce spécimen (fig. 1 d, e, f, g) montre qu'il s'agit certainement d'une bonne race géographique de *montanus*. Elle se caractérise par les dents de la face interne des coxopodites qui sont présentes, mais nettement plus petites que chez la forme typique et chez *insularis*, mais surtout par l'armature de l'endothèque représentée par une seule épine conique (deux vues différentes de cette épine en f et g). Cependant, le sclérite phallotrémal se présente absolument comme chez la forme typique, tout comme l'aspect général de l'armature. Le problème se pose de savoir si cet exemplaire calabrais est vraiment *siculus*. Il n'y a pas de preuve péremptoire à l'appui, mais ceci est hautement probable : « fork 4 in the force wing with a long footstalk » conformément à la description de MACLACHLAN pour *siculus*. Une longue série de spécimens de la même localité se trouve aussi dans la Collection canadienne des Insectes à Ottawa.

P. variegatus Scop. : quelques ♂♂ (et quelques ♀♀) de Suisse et « Eur. centrale ».

Wormaldia copiosa McL. : 4 ♂♂ du canton de Vaud.

W. gabriella Bks. : 2 ♂♂ de Wellington, Colombie britannique.

W. mediana McL. : 1 ♂ Belmont, Vaud.

W. occipitalis Pict. : 3 ♂♂ de Suisse. 3 ♀♀ et 3 exemplaires sans abdomen ont été étiquetés comme *occipitalis* par F.S.

W. pulla McL. : 1 ♂ de Burgdorf, Berne.

W. triangulifera triangulifera McL. : 1 ♂ de Barcelone et 1 ♂ du Montseny, capturés en mai 1947 par F.S., montrent la présence de cette sous-espèce dans la Péninsule ibérique ou en tout cas dans sa partie NE.

W. triangulifera beaumonti Schm. : 1 ♂ paratype de Navarredonda, Espagne.

W. variegata mattheyi Schm. : 1 ♂ paratype de Navarredonda, Espagne.

Chimarra marginata L. : 1 ♂ 2 ♀♀ et 1 exemplaire sans abdomen de Schaffhouse, Suisse.

Stenopsychidae

Stenopsyche sp. ? : 1 ♀ de Pahia, 12-II-1950, Indochine (ROMIEUX leg.).

Hydropsychidae

Dipletrona felix McL. : 1 exemplaire sans abdomen de Guernsey. 1 ♀ d'Autun (?).

Les deux viennent peut-être de la collection MACLACHLAN.

Potamyia flava Hag. : 7 spécimens du Iowa et du Michigan.

- Hydropsyche*¹ *angustipennis* Curt. : assez nombreux exemplaires de Suisse et un d'« Europe ».
- H. contubernalis* McL. : 2 ♂♂ de Genève, l'un d'eux peut-être de la collection PICTET.
- H. faurai* Nav. : 1 ♂ avec les étiquettes suivantes : « Haight'splace (Philippines) 7-XI-1912 » et « *Hydropsyche* Paurai ♀ Nav. P. Navas S.J. det. ».
- H. guttata* Pict. : 6 ♂♂ (1 ♀) de Suisse et d'« Europe ». 1 ♂ provient certainement de la collection MACLACHLAN. Parmi les étiquettes qui l'accompagnent, deux sont probablement de la main de MACLACHLAN : une petite étiquette ronde en papier bleu généralement utilisée par cet auteur (27/64) et une autre « *Hy. contubernalis* McL. ♀ ». La provenance donnée sur une étiquette du Muséum de Genève, est « Europe », mais il y a des raisons de penser que l'exemplaire est britannique.
- H. instabilis* Curt. : 7 ♂♂ (5 ♀♀) de Suisse et des Riesengebirge.
- H. ornatula* McL. : 1 ♂ de Gyon, Hongrie (PONGRÁCZ) et 1 ♀ de Suisse.
- H. pellucidula* Curt. : de nombreux exemplaires de Suisse, mais aussi 2 ♂♂ de Hongrie. 1 ♂ est accompagné d'une étiquette très probablement de la main de F.-J. PICTET : « Phrygan : *Hydropsyche* Pict. Laeta. VIII 37. Gen : Un : ». L'exemplaire est de Genève et *laeta* est synonyme de *pellucidula* ; mais le même exemplaire porte aussi la mention « coll. Buess. ».

H. Pictetorum

H. pictetorum Botosaneanu et Schmid n. sp.

Dans la collection se trouvent 7 ♂♂ et 4 ♀♀ capturés par A.-E. PICTET à Las Granjas, Espagne, en juillet 1859. Au moment où L.B. a effectué la révision de la collection, ces 12 insectes étaient placés sous une étiquette collective « *stictica* Hag. » et des étiquettes de détermination « *instabilis* » leur avaient été individuellement attachées par F.S. L'examen détaillé des ♂♂ a montré que l'un d'eux est *H. siltalai* Döhl., tandis que les 7 autres appartiennent à une autre espèce du groupe d'*instabilis*. L'identité des ♀♀ est évidemment incertaine, car elles peuvent appartenir à l'une ou l'autre des deux espèces citées ici ou aux deux. Mais quelle est l'espèce représentée par les 7 ♂♂ ? La comparaison de l'armature génitale (fig. 2) avec celle de toutes les espèces du groupe décrites de façon intelligible (cf. BOTOSANEANU et MARINKOVIČ, 1966), y compris celle des trois espèces décrites d'Espagne par SCHMID (1952)² montre clairement qu'il ne peut être question d'aucune

¹ Nous avons conservé leur identité aux ♀♀ de ce genre qui ont été déterminées par F.S. Celles qui ne l'ont pas été sont groupées sous l'étiquette « *Hydropsyche* spp. - résidus ».

² FISCHER (1970) a montré que *dubia* Schmid est préoccupé et a suggéré qu'il soit changé. F.S. profite de cette occasion pour le faire. L'espèce s'appellera **ambigua** nom. nov.

d'elles. Mais d'autres espèces *Hydropsyche* appartenant peut-être ou certainement au groupe d'*instabilis*, ont été décrites ou mentionnées de la Péninsule ibérique, mais trop incomplètement pour être reconnaissables et pour permettre une comparaison. Il s'agit de *stictica* Hag., *tibialis* McL., *pallida* Ed. Pict. et *volitans* Nav. Les types de ces espèces sont introuvables ou dans un état déplorable. Elles resteront probablement des *nomina dubia*. Signalons aussi qu'A.-E. PICTET mentionne dans son ouvrage sur les Trichoptères d'Espagne *pallida* ainsi que *stictica* de San Ildefonso, mais qu'il ne dit rien des *Hydropsyche* qu'il a capturées à Las Granjas.

Dans ces conditions, la meilleure solution nous paraît de décrire une nouvelle espèce que nous dédions aux deux trichoptérologues genevois : F.-J. et A.-E. PICTET.

Description du ♂ : Le mésonotum a ses parties latérales brun très foncé, le scutellum étant un peu plus clair. Le métanotum est encore plus clair que le précédent. Pattes jaunes ou brun très pâle. Membrane des ailes antérieures gris très clair, mais la pilosité est brunâtre ; la marbrure de l'apex des ailes est plus ou moins distincte selon le spécimen.

L'armature génitale (fig. 2) offre quelques bons caractères diagnostiques et c'est seulement sur ceux-ci que nous allons insister. Les figures doivent être comparées avec celles de BOTOSANEANU et MARINKOVIČ, 1966 et surtout avec la figure 3 de ce travail. Voici les caractères qui font, par leur combinaison, l'originalité de *pictetorum* : 1. l'ailette proximale du corps du X^e segment est extrêmement petite, tandis que l'ailette distale du segment est très fortement développée et nettement arrondie. En vue latérale, la limite distale du segment revient nettement vers l'avant. 2. En vue dorsale, le corps du X^e segment apparaît remarquablement allongé et à bords très réguliers. 3. En vue latérale, le phallus apparaît fort sinueux et son extrémité est tronquée ; les proéminences subapicales dentiformes sont bien développées, mais non exagérément.

Holotype ♂ et 6 paratypes ♂♂ : Espagne, Las Granjas, juillet 1859 (A.-E. PICTET). Mentionnons que l'un des spécimens porte une étiquette antérieure à la révision de F.S. « *Hydrops. n. sp. - H. Stictica Hagen* ». Peut-être est-elle de la main de A.-E. PICTET ?

H. saxonica McL. : 2 ♂♂ du canton de Vaud.

H. siltalai Döhl. : 1 ♂ de Las Granjas, Espagne, juillet 1859 (A.-E. PICTET).

C'est la première mention en Espagne.

Hydropsyche sp. ex gr. *instabilis* : 1 seul ♂ de la collection Jurine en provenance de : « Europe ». Bien malheureusement, car il s'agit peut-être d'une espèce nouvelle, qu'il ne serait pas prudent de nommer dans ces circonstances, mais dont l'armature génitale est figurée ici (fig. 3), ce qui permettra de la reconnaître si elle est retrouvée. Elle est fort voisine de *fulvipes* Curt. et de *siltalai*.

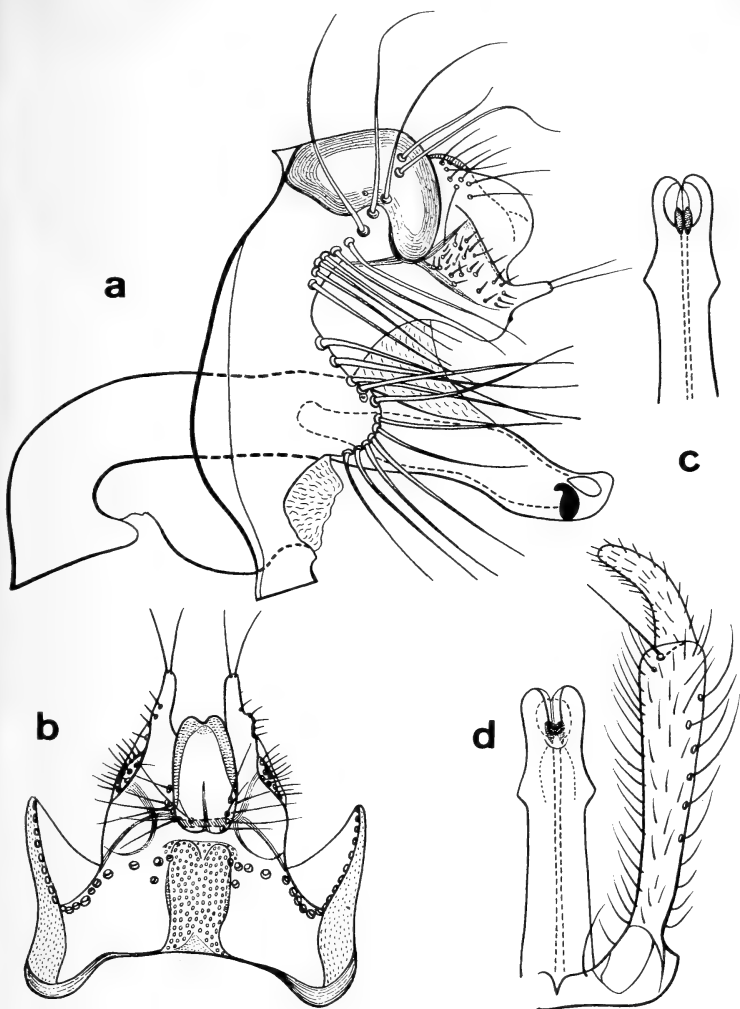


FIG. 2.

Génitalia ♂ de *Hydropsyche pictetorum* n. sp.

A : vue latérale ; B : vue dorsale ; C : apex du phallus, vue dorsale ;
D : phallus et gonopode, vue ventrale.

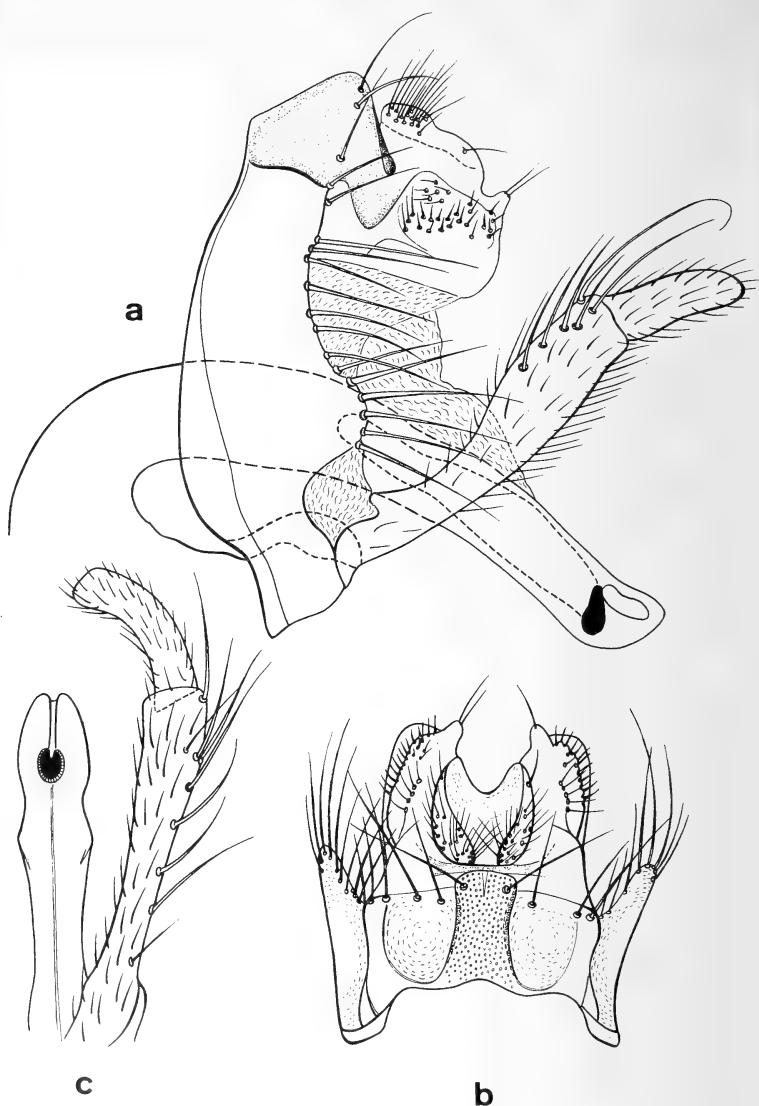


FIG. 3.

Génitalia ♂ d'un *Hydropsyche* ex gr. *instabilis* (n. sp. ?).

A : vue latérale ; B : vue dorsale ; C : phallus et gonopode, vue ventrale.

Hydropsyche spp. : ♀♀ indéterminables.

Cheumatopsyche lepida Pict. : 1 ♂ de Berne, Suisse, 1 ♂ de Hongrie et 1 ♂ d'« Europe centrale ».

Rhyacophilax argentinus Nav. : 1 ♂ d'Alta Gracia, Argentine, 11-XI-1922, étiquetté par NAVAS.

Abacaria ruficeps Brau. ? : 1 ♀ munie d'une étiquette manuscrite « *Hydromanicus ruficeps* Brauer, Owalu. 2783 ». *Hydromanicus ruficeps* est en réalité un *Abacaria*. Owalu est l'île d'Owalau, dans l'archipel des Fidji.

Macronema lineatum Pict. : 1 spécimen ♂ sans abdomen de la série typique de F.-J. PICTET, de Bahia, Brésil. L'insecte correspond fort bien à la jolie figure en couleur qu'en donne son auteur (1836). C'est sans doute à ce spécimen que se réfère ULMER dans sa monographie des Macronematines (1907, p. 68) : « über die im Genfer Museum vorhandene, unvollständige Type, erhielt ich Mitteilungen von Herrn Prof. Frey-Gessner ». Donc ULMER considérerait cet exemplaire, déjà sans abdomen, comme le type de l'espèce et cela peut surprendre mais il affirme aussi : « Ferner sah ich früher ein Expl. aus Bahia im Berliner Museum und auch aus dem Museum London ». Ces deux exemplaires sont-ils ou non de la collection PICTET ? La coloration de ce spécimen étant très caractéristique, nous confirmons ici ULMER et désignons cet exemplaire comme lectotype.

M. zebratum Hag. : 1 ♂ de Philadelphie, U.S.A., peut-être de la collection PICTET.

Polymorphanisus semperi Brau. : 3 ♂♂ des Philippines (coll. PARSONS).

Polycentropodidae

Neureclipsis bimaculata L. : une série de Zürich, Saint-Pétersbourg et « Europe ».

Plectrocnemia brevis McL. : 1 ♂ du Valais.

P. conspersa Curt. : 2 ♀♀ sans indication de provenance et 1 ♀ de Mies, Vaud.

P. geniculata McL. : 1 ♂ du Valais.

Polycentropus flavomaculatus Pict. : bonne série de ♂♂ venant de diverses collections et récoltés à plusieurs localités suisses, Saint-Pétersbourg et « Europe ». Seulement 2 ♂♂ sont de Genève, donc de la *terra typica*. Ils semblent avoir fait partie de la collection PICTET. L'un d'eux s'exclut comme lectotype par la date de la capture : « Gent. (probablement Genthod) 13.8.51 ». Reste un spécimen de Genthod également, récolté le 15.6, mais sans mention d'année et pourvu d'une étiquette « *Hydropsyche guttata* Pictet ». Nous ignorons si ces dernières étiquettes sont de la main de PICTET ou non. En tous cas, elles nous incitent à la prudence et nous ne désignerons pas cet exemplaire comme lectotype. Il y a également 5 ♀♀ de Suisse, « Europe » et Saint-Pétersbourg ainsi identifiées par F.S.

P. kingi McL. : 1 ♂ de Suisse.

Holocentropus dubius Ramb. : 2 ♂♂ 1 ♀ de Suisse.

H. picicornis Steph. ? : 1 ♂ 1 ♀ d'« Europe », ayant vraisemblablement appartenu à la collection MACLACHLAN. Les génitalia étant en mauvais état, la détermination est peu sûre.

Cyrnus cintranus McL. : 2 ♂♂ du Lac de Gredos, Espagne.

C. crenaticornis McL. : 2 ♂♂ de Zürich.

C. insolutus McL. : 3 ♂♂ du canton de Vaud.

C. trimaculatus Curt. : une assez longue série de ♂♂ et 2 ♀♀ de Suisse, « Eur. Sept. » et « Europe ».

Psychomyiidae

Psychomyia pusilla Fabr. : une série de diverses collections : Suisse, « Europe » et Pyrénées.

Lype phaeopa Steph. : 5 ♂♂ 1 ♀ de Suisse.

Metatype fragilis Pict. : 2 ♂♂ du canton de Vaud, 2 ♂♂ 1 ♀ de Zürich. Pas de syntypes.

*Tinodes*¹ *dives* Pict. : une bonne série de ♂♂ de Suisse (Vaud, Burgdorf) et d'« Eur. Centr. ». Aussi 3 ♀♀ de Suisse et un insecte sans abdomen. Pas de syntypes.

T. pusillus McL. : 1 ♂ d'« Europe » ayant appartenu à la collection MACLACHLAN.

T. rostocki McL. : 2 ♂♂ (2 ♀♀) du canton de Vaud.

T. unicolor Pict. : 1 ♂ (2 ♀♀) du canton de Vaud.

T. waeneri L. : une assez grande série de Suisse, « Europe centr. » et « Europe » et quelques exemplaires sans abdomen.

T. zelleri McL. : seulement 2 ♀♀ du Valais.

Ecnomus tenellus Ramb. : 1 ♂ du canton de Vaud et 3 spécimens sans abdomen.

Phryganeidae

Trichostegia minor Curt. : 9 ♂♂ 8 ♀♀ et un exemplaire sans abdomen de : Suisse, Hongrie, « Eur. Centr. » et « Europe ».

Agrypnia obsoleta McL. : 4 ♂♂ et un exemplaire sans abdomen de Suisse et « Europe ».

A. pagetana Curt. : 4 ♂♂ 2 ♀♀ de Suisse, Hongrie et « Europe ».

A. varia Fabr. : 4 ♂♂ 7 ♀♀ et un spécimen sans abdomen de : Suisse, Hongrie et « Europe ».

¹ L.B. a conservé les déterminations des ♀♀ des *Tinodes* sans autre vérification.

- Phryganea bipunctata* Retz. : 12 ♂♂ 2 ♀♀ et 3 exemplaires sans abdomen de : Suisse, Bavière, Allemagne, Angleterre, Hongrie, Saint-Petersbourg, « Laponie-Russie » et « Europe ».
- P. grandis* L. : 9 ♂♂ 6 ♀♀ et 2 spécimens sans abdomen de : Suisse, Hongrie, Saint-Petersbourg et « Europe ».
- Oligotrichia lapponica* Hag. : 1 ♂ et un exemplaire sans abdomen de « Laponie-Russie ».
- O. striata* L. : bonne série, il y a plus de ♂♂ que de ♀♀ provenant de : Suisse, Hongrie et « Europe ». Ils proviennent de la collection PICTET et d'autres collections plus anciennes.
- Hagenella clathrata* Kol. : 7 ♂♂ 2 ♀♀ et un exemplaire sans abdomen de : Suisse, « Eur. Sept. » et « Europe ».
- Semblis atrata* Gmel. : 1 ♂ de Vladivostok.
- S. phalaenoides* L. : 3 ♂♂ d'« Europe sept. ».
- Oligostomis ocelligera* Walk. : 1 ♀ de Nanoose Creek, Ile de Vancouver, Colombie britannique.
- O. reticulata* L. : 2 ♂♂ de Hongrie et 1 ♂ de « Laponie-Russie ».

Brachycentridae

- Brachycentrus subnubilus* Curt. : 9 ♂♂ 10 ♀♀ de Suisse et Europe centrale (coll. PICTET) et de Saint-Petersbourg (coll. KOLENATI). Certains exemplaires de KOLENATI appartiennent à son espèce *Hydronauta albicans* (= *Brachycentrus albescens*). L'examen comparé des génitalia ♂ de Suisse (coloration des ailes typique de *subnubilus*) et de Saint-Petersbourg (coloration pâle du type *albescens*) a montré qu'il n'y a pratiquement pas de différence (fig. 4 ; d'autres dessins ne sont pas publiés ici pour ne pas surcharger ce travail). Les très légères différences quand même visibles sont soit illusoires, soit dues à la variabilité géographique. Il est donc hors de doute qu'*albescens* soit synonyme de *subnubilus*.
- Oligoplectrum maculatum* Fourcr. : assez longue série de Suisse et d'« Eur. Sept. ». 1 ♂ est étiqueté à peu près certainement par PICTET lui-même : « *Minutus* Nov. sp. Genève ». *Sericostoma minutum* a été décrit par PICTET à la page 181 de ses *Recherches sur les Phryganides*. (1834). L'exemplaire en question est certainement le type de cette espèce que MACLACHLAN et tous les auteurs après lui avaient considérée, à juste titre, comme douteuse (cf. FISCHER, Trich. Cat. 9, p. 140). Or, c'est en réalité *Oligoplectrum maculatum* ! *Minutum* est donc synonyme de ce dernier. Comme l'armature génitale du ♂ de cette espèce si commune n'a jamais été figurée de façon satisfaisante, nous profitons de l'occasion pour le faire (fig. 5) en utilisant précisément l'exemplaire en

question. Nous désignons cet exemplaire comme lectotype de *Sericostoma minutum* Pictet.

Micrasema moestum Hag. : 2 ♂♂ 2 ♀♀ du Lac de Gredos, Espagne (F. SCHMID).

Nous pensons qu'il s'agit vraiment de *moestum*, espèce jamais convenablement décrite ou figurée. L'armature génitale ♂ correspond à peu près aux figures de MACLACHLAN (1884, pl. III). La seule chose troublante est que la nervu-

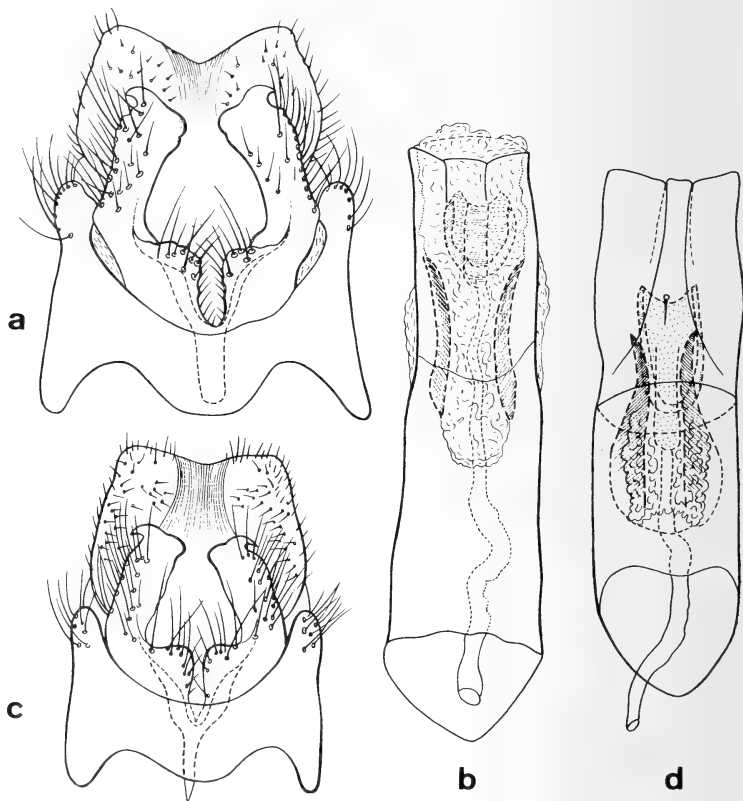


FIG. 4.

Génitalias ♂ de deux spécimens de *Brachycentrus subnubilus* Curt.

A, B : Exemplaire de Saint-Petersbourg, coloration du corps du type « albescent »
(A : vue ventrale ; B : phallus, vue ventrale). C, D : exemplaire de Suisse (C : vue ventrale ;
D : phallus, vue ventrale).

lation des ailes postérieures ne correspond pas aux dessins de l'auteur anglais. Nous nous bornons à donner ici (fig. 6-7) une iconographie complète de cette espèce, mais sans description : la place de celle-ci sera dans une monographie des *Micrasema* d'Europe par L. BOTOSANEANU et H. DÉCAMPS.

M. setiferum Pict. : 4 ♂♂ 4 ♀♀ et un exemplaire sans abdomen de Suisse. Aucune station ne se trouvant aux environs de Genève, il n'y a pas de syntype.

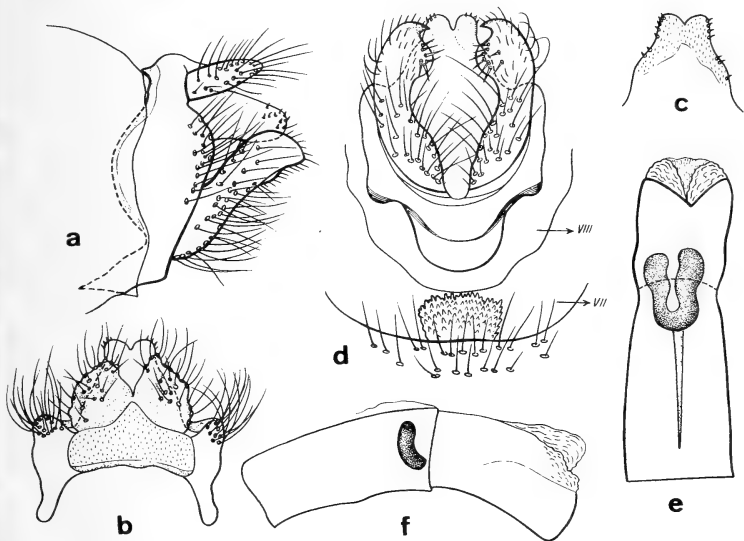


FIG. 5.

Génitalia ♂ de *Oligoptectrum maculatum* Fourcr. (exemplaire type du « *Micrasema minutum* Pict. »). A : vue latérale ; B : vue dorsale ; C : X^e segment, vue ventrale (image plus proche de la réalité que celle de D) ; D : vue ventrale ; E : phallus, vue ventrale ; F : phallus, vue latérale.

Limnephilidae

Ironoquia dubia Steph. : 2 ♂♂ de Narwa, Estonie (det. DÖHLER).

Discosmoecus tristis Bks : 1 ♀ de Nanoose Creek, S. Vancouver Isl., Colombie britannique.

Apatania fimbriata Pict. : une bonne série de ♂♂ de Suisse (Alpes, Valais) et des Riesengebirge.

A. helvetica Schm. : 5 ♀♀ de Zinal, Valais, dont trois sont étiquetées comme paratypes.

A. subtilis Mart. : une petite collection de larves et de nymphes dont certaines sont mûres et permettent l'identification. Elles ont été récoltées par H. GALL en 1968, au Lasistan, Anatolie orientale, et sont conservées en alcool.

A. wallengreni McL. : 2 ♂♂ 1 ♀ de Suède.

Apatania sp. ? : 2 exemplaires d'« Eur. Centr. », probablement de la collection MACLACHLAN.

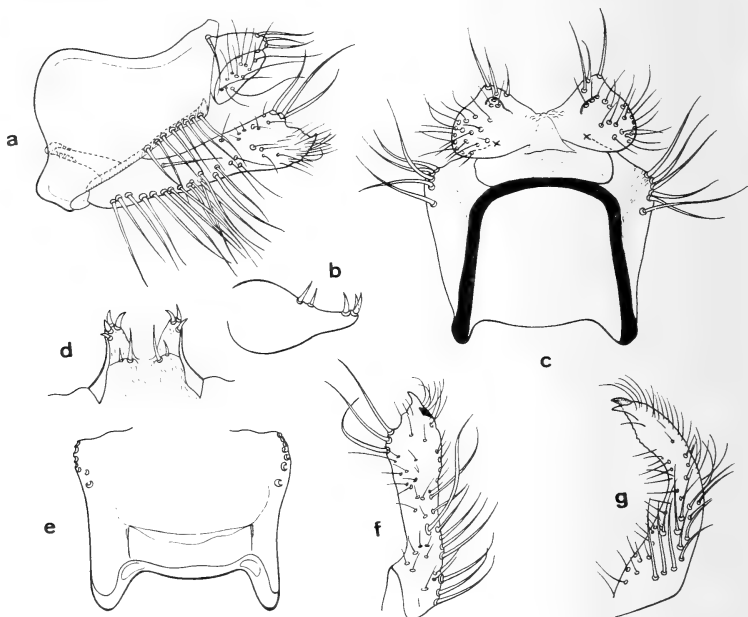


FIG. 6.

Génitalia ♂ de *Micrasema moestum* Hag. (Espagne, Lac de Gredos). A : vue latérale ; B : X^e segment, vue latérale ; C : vue dorsale du IX^e segment et des appendices supérieurs ; D : X^e segment, vue dorsale ; E : vue ventrale du IX^e segment ; F, G : deux aspects différents du gonopode (G est le gonopode droit en vue ventrale).

Drusus alpinus M.-D. : 4 ♂♂ 1 ♀ du Tessin et du Valais.

D. annulatus Steph. : assez grande série de Suisse et des Riesengebirge.

D. biguttatus Pict. : 1 ♂ et une série de ♀♀ de Suisse.

D. bolivari McL. : 1 ♂ du Lac de Gredos, Espagne.

D. chrysotus Ramb. : 1 ♂ de Pontrésina.

D. discolor Ramb. : une série de Suisse.

D. melanchaetes McL. : 3 ♂♂ 6 ♀♀ de Suisse.

D. mixtus Pict. : 5 ♂♂ 1 ♀ de Suisse. 1 ♂ est de Genève, 1 ♂ de la source de l'Orbe et 3 ♂♂ de L'Isle, Vaud. Or PICTET cite comme *terra typica* le pied du Jura français.

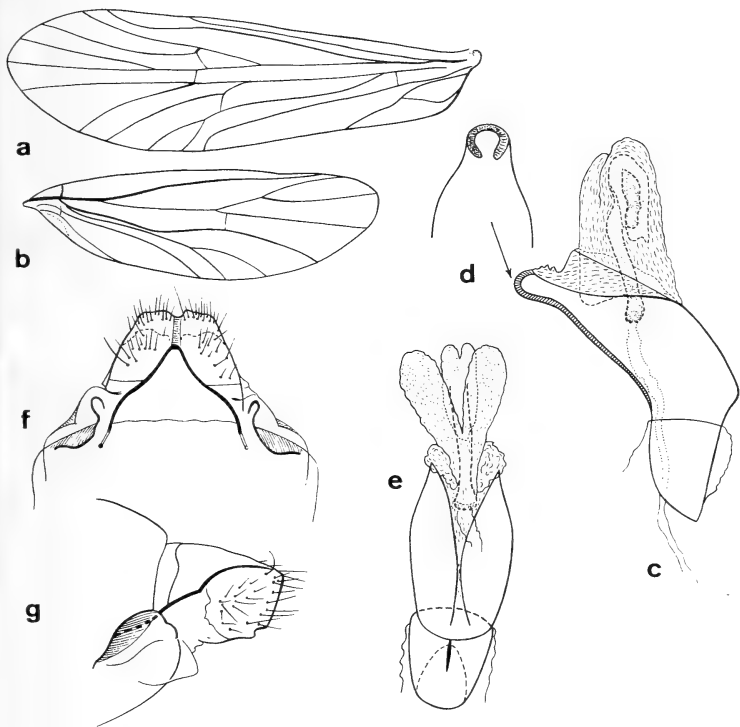


FIG. 7.

Micrasema moestum Hag. (Espagne, Lac de Gredos). A : aile antérieure gauche ; B : aile postérieure droite ; C, D, E : le phallus (C : vue latérale ; D : aspect ventral de l'apex du sclérite ; E : vue dorsale — la partie apicale du sclérite phallotremal non représentée) ; F, G : apex de l'abdomen de la ♀ (F : vue dorsale ; G : vue latérale).

D. monticola McL. : 2 ♂♂ 3 ♀♀ des Lacs de Fenêtre, Valais.

D. muelleri McL. : 1 ♂ (1 ♀) des Alpes suisses.

D. rectus rectus McL. : 2 ♂♂ du Lac d'Orédon, Pyrénées (DESPAX leg.).

- D. trifidus* McL. : une série de ♂♂ presque tous de Suisse, sauf certains qui sont sans provenance.
- Drusus* spp. ? : ♀♀ non déterminées ou sans abdomen. Une ♀ provient de Turin (Torino), Italie. Elle est probablement non décrite et non figurée dans la monographie de SCHMID (1956).
- Ecclisopteryx guttulata* Pict. : 3 ♂♂ 3 ♀♀ et un exemplaire sans abdomen de Suisse et d'« Europe ».
- E. madida* McL. : 1 ♂ 5 ♀♀ des Riesengebirge.
- Cryptothrix nebulicola* McL. : quelques spécimens de Suisse.
- Metanoea flavipennis* Pict. : une série de diverses localités suisses et aussi d'« Europe ». Un seul exemplaire ♂ des « Alpes » semble effectivement avoir appartenu à la collection PICTET.
- M. rhaetica* Schm. : 1 ♀ de Pontrésina, munie d'une seule ancienne étiquette manuscrite : « *Hallesus* nov. sp. ».
- Limnephilus affinis* Curt. : quelques exemplaires de Suisse, Hollande et « Europe ».
- L. auricula* Curt. : quelques spécimens de Suisse, Hongrie et « Europe ».
- L. binotatus* Curt. : 2 ♀♀ d'« Europe sept. ».
- L. borealis* Zett. : 1 ♂ de Malingsbo, Dalécarlie, Suède (FORSSLUND leg.).
- L. centralis* Curt. : quelques spécimens de Suisse, « Europe » ou sans étiquette.
- L. coenosus* Curt. : 1 ♂ 2 ♀♀ de Suisse.
- L. decipiens* Kol. : une petite série de Suisse, Vienne et Suède. 1 ♀ dont l'armature génitale a été rongée par les *Anthrenus* est classée ici avec quelques doutes.
- L. externus* Hag. : 1 ♀ de Wellington, Colombie britannique.
- L. extricatus* McL. : 1 ♀ d'« Europe » avec une étiquette rouge « Typus » et plusieurs autres dont certaines sont probablement de la main de MACLACHLAN (« *L. extricatus* McL. ♀ » : petite étiquette bleue, ronde, avec la mention « 1.7.61 »). 1 ♂ d'« Europe », ainsi déterminé par F.S. mais trouvé par L.B. sans abdomen.
- L. flavicornis* Fabr. : bonne série de Suisse et « Europe ». Aussi 2 spécimens sans abdomen, l'un de « Turquie », l'autre de Temeswar (Timiscara).
- L. germanus* McL. : 1 ♂ d'Alstetten, Saint-Gall, appartient certainement à cette espèce et montre que *germanus* habite certaines zones de la Suisse alémanique, sans probablement jamais cohabiter avec *helveticus*. Un second exemplaire de Paris, actuellement sans abdomen et sans ailes postérieures avait aussi été déterminé par F.S. comme *germanus*. La figure 8 a est réalisée d'après le ♂ d'Alstetten. Elle est probablement plus typique de l'espèce que celle de SCHMID (1965). Ceci est surtout vrai pour les appendices intermédiaires et inférieurs, mais non pour les appendices supérieurs et les paramères.
- L. griseus* L. : une petite série de Suisse, Hongrie et « Europe ». Un exemplaire sans abdomen est étiqueté « Island ».

L. helveticus Schm. : une petite série de Pfywald, qui est le nom allemand de la Forêt de Finges mentionnée dans la description originale (SCHMID, 1965). Aussi 1 ♂ d'« Europe ». La figure 8 b a été réalisée d'après ce dernier exemplaire qui est identique en tous points aux ♂♂ de Pfywald. La forme du gonopode est différente de celle qui a été donnée par SCHMID. Remarquons que la limite distale du gonopode de cet exemplaire est nettement concave,

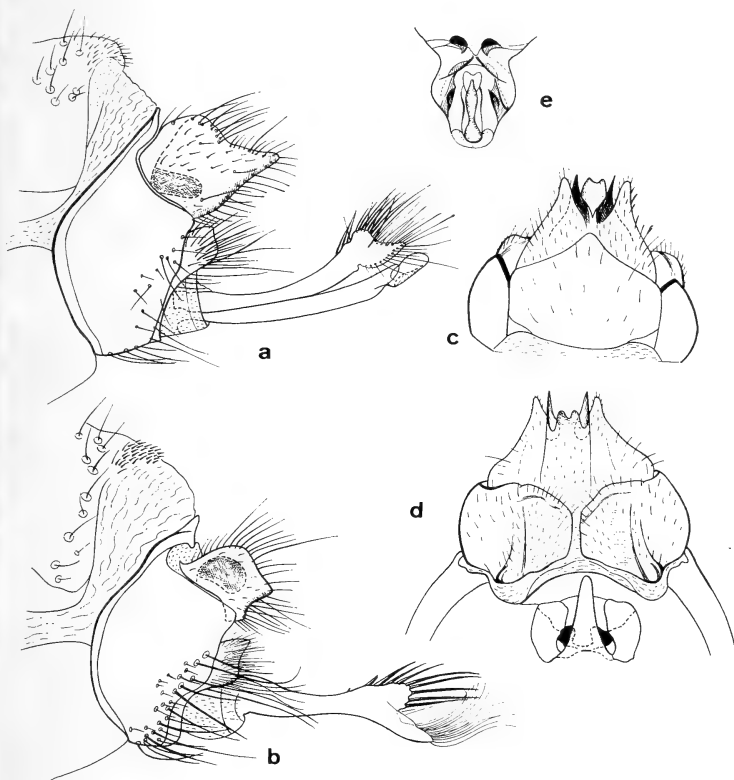


FIG. 8.

A : vue latérale des génitalia ♂ de *Limnephilus germanus* McL (Suisse, Altstetten) ; B, C, D, E : *Limnephilus helveticus* Schm. (B : vue latérale des génitalia ♂, phallus non représenté, expl. étiqueté « Europe » ; C, D, E : expl. ♀ de Pfywald, vue dorsale et ventrale des génitalia et vue ventrale de l'appareil vaginal).

quoiqu'elle puisse être droite comme sur la figure de SCHMID et chez des spécimens autrichiens envoyés par H. MALICKY à L.B. Les figures 8 c, d, e donnent une image assez complète de l'armature de la ♀ d'un exemplaire de Pfywald. Mentionnons que la forme de la languette ventrale du « tube ventral » du X^e segment est sujette à d'assez importantes variations. Chez

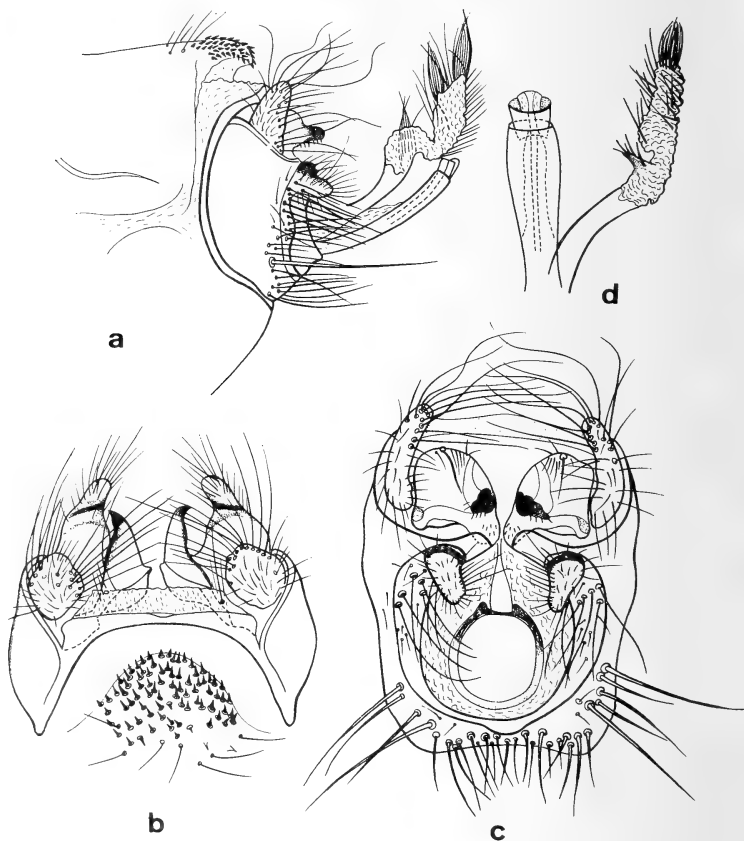


FIG. 9.

Génitalia ♂ de *Limnephilus italicus* McL (Bois de Faverges).

A : vue latérale ; B : vue dorsale ; C : vue de face ;

D : vue dorsale du phallus et d'un paramère.

l'allotype, il n'est pas du tout bilobé comme SCHMID l'a figuré. Chez les paratypes, il est bilobé, mais plus ou moins profondément.

- L. hirsutus* Pict. : 1 ♂ d'« Europe », probablement de la collection MACLACHLAN.
- L. hyalinus* Hag. : 1 ♀ de Yorkton, Saskatchewan (SCHMID det.).
- L. ignavus* McL. : 3 ♂♂ 2 ♀♀ et un exemplaire sans abdomen, presque tous de Suisse, mais un d'« Europe ».
- L. indivisus* Walk. : 2 ♂♂ d'Itasca Park, Minnesota (DENNING det.).
- L. italicus* McL. : 1 ♂ du Bois de Faverges et 1 ♂ de Genève, identiques par l'armature génitale. Nous profitons pour donner ici des figures complètes des génitalia ♂ de cette espèce qui est intéressante et fort mal connue. La figure 9 est effectuée d'après le spécimen du Bois de Faverges. Les deux insectes diffèrent nettement par la coloration des ailes antérieures, comme c'est si souvent le cas chez les espèces du même genre. Chez le premier, l'aile antérieure est uniformément foncée. Chez celui de Genève, une bande longitudinale foncée s'étend au milieu de l'aile. Elle est suivie, vers la partie postérieure, par une large bande longitudinale pâle, à son tour suivie par une zone postcostale aussi foncée que la première bande, mais plus large. Cette coloration est voisine de celle de *vittatus*, quoique un peu plus irrégulière. Il n'est pas étonnant que l'exemplaire soit pourvu d'une étiquette manuscrite : « 15-5-63 Genthod *Gonotaulius Vittatus* Pict. Kolen. ».
- L. lunatus* Curt. : une série de spécimens de Suisse et « Europe » ou sans provenance. Plusieurs sont sans abdomen.
- L. marmoratus* Curt. : une petite série de Suisse, Montpellier, Suède et « Europe ».
- L. nigriceps* Zett. : 2 ♂♂ de Suisse et 1 ♂ d'« Eur. bor. ».
- L. nogus* Ross : 3 ♂♂ 3 ♀♀ de Wellington et S. Vancouver Isl., Colombie britannique.
- L. occidentalis* Bks. : 2 ♀♀ de Wellington et S. Vancouver Isl., Colombie britannique.
- L. pantodapus* McL. : 1 ♀ de Suède.
- L. picturatus* McL. : 1 ♂ du Manitoba déterminé comme *Kincaidi* Bks. par DENNING, 1 ♂ du Colorado déterminé comme *clausus* Bks. par le même auteur et une ♀ de Suède. ROSS (1944) et ROSS et MERKLEY (1952) ont montré que ces deux espèces sont synonymes de *picturatus*.
- L. politus* McL. : 1 exemplaire de la collection MACLACHLAN et d'« Europe » ainsi déterminé par F.S. et trouvé par L.B. sans abdomen.
- L. rhombicus* L. : petite série de Suisse, Allemagne, Saint-Petersbourg, Lai noir (?) et « Europe ».
- L. secludens* Bks. : 1 ♂ 1 ♀ de Hallock, Minnesota (DENNING det. comme *Colpo-tilius*).
- L. sericeus* Say : 1 ♂ 1 ♀ de Suède et 1 ♂ de Wellington, Colombie britannique.
- L. sitchensis* Kol. : petite série de Wellington, Colombie britannique.

- L. sparsus* Curt. : une petite série de Suisse, Islande et « Europe », dont quelques-uns sont de la collection MACLACHLAN.
- L. stigma* Curt. : longue série, surtout ♀♀ de Suisse, « Europe » ou sans indication de provenance.
- L. subcentralis* Brau. : 2 ♀♀ d'Allemagne et « Europe ».
- L. submonilifer* Walk. : 1 ♀ avec l'unique mention : « May ».
- L. vittatus* Fabr. : petite série de Suisse et « Europe » ou sans indication de provenance.
- Limnephilus* spp. ? : sous cette appellation collective ont été placées 3 ♀♀ problématiques de ce genre.
- Colpotaulius incisus* Curt. : 1 exemplaire sans abdomen de France.
- Grammotaulius atomarius* Fabr. : quelques exemplaires de Suisse, Riesengebirge, Berlin et « Europe ».
- Glyphotaelius pellucidus* Retz. : assez grande série.
- Anabolia concentrica* Zett. : 1 ♂ de Suède.
- A. laevis* Zett. : 1 ♂ de Hongrie et 1 ♀ d'« Europe ».
- A. nervosa* Curt. : nombreux spécimens de Suisse, surtout de Burgdorf, mais aussi d'« Europe ».
- A. soror* McL. : 1 ♂ 1 ♀ de Saint-Pétersbourg (coll. KOLENATI).
- Lenarchus vastus* Hag. : 1 ♂ 5 ♀♀ de Wellington et Vancouver Isl., Colombie britannique.
- Rhadicoleptus alpestris alpestris* Kol. : 7 ♂♂ 2 ♀♀ et un exemplaire sans abdomen de Suisse.
- R. spinifer* McL. : 1 ♂ 1 ♀ de L'Hospitalet, Pyrénées.
- Hesperophylax incisus* Bks. : 1 ♀ d'Upper Santa Anna River, Californie.
- Potamophylax cingulatus* Steph. : 5 ♂♂ de Suisse et des Riesengebirge.
- P. latipennis* Curt. : 6 ♂♂ de Suisse, « Europe » et Laponie. La présence de cette espèce en Laponie (Lycksele Lappmark) a été signalée tout récemment par ULFSTRAND (1970).
- Les ♀♀ de *P. cingulatus* et *latipennis*. Trois auteurs (KIMMINS 1944), TOMASZEWSKI, 1962 et DÉCAMPS, 1966) se sont évertués à trouver des caractères génitaux distinctifs entre les ♀♀ de ces deux espèces, mais la séparation de celles-ci reste très ardue. 3 des spécimens de la collection ont été étiquetés « *Potamophylax cingulatus* Steph. (*latipennis* Curt. ?) », 3 autres « *P. latipennis* Curt. (*cingulatus* Steph.) » et 5 autres « *P. latipennis* Curt. ? *cingulatus* Steph. », ce qui donne une idée de nos hésitations et du fait que la balance nous a semblé pencher tantôt vers l'une, tantôt vers l'autre des deux espèces.
- P. luctuosus* Pill. : 4 ♂♂ 1 ♀ de Suisse et Bohême.
- P. nigricornis* Pict. : 1 ♀ d'« Europe ».
- P. rotundipennis* Brau. : 7 ♀♀ de Burgdorf ou sans indication de provenance.
- Potamophylax* spp. ? : 3 exemplaires ♀♀ ou sans abdomen.

Acrophylax zerberus Brau. : une série des Lacs de Fenêtre, Valais.

Halesus digitatus Schrk. : matériel en fort mauvais état : 1 ♀ et 4 exemplaires sans abdomen. Trois des spécimens proviennent des Riesengebirge et le 4^e n'a pas de provenance. Un exemplaire porte une étiquette probablement de F.-J. PICTET : « *Phryganea digitata* Schrank ».

H. radiatus Curt. : ont été gardés sous cette étiquette : a. 1 ♂ de Suisse complètement décoloré ; il est impossible de savoir si c'est un *r. interpunctatus* ou non. b. 1 exemplaire sans abdomen de Suisse, déterminé par F.S. comme « *H. radiatus* Curt. ? ». Vu la coloration des ailes, c'est possible, mais non certain.

H. radiatus interpunctatus Zett. : bonne série de Suisse, Riesengebirge, « Europe » ou sans localité indiquée.

H. rubricollis Pict. : 1 ♂ 5 ♀♀ de Suisse. Le ♂ est étiqueté « Mauvoisin 17-VII ». C'est un vieux spécimen, mais il n'est pas possible de savoir s'il est de la collection PICTET.

H. ruficollis Pict. Le lecteur est invité à voir dans le travail de SCHMID (1951, pp. 68-69) les raisons qui l'ont conduit à considérer cette espèce comme hautement douteuse. Dans la collection il n'y a qu'un seul spécimen examiné par SCHMID lors de l'élaboration de la monographie citée. Cet exemplaire est sans abdomen et certainement de la collection PICTET. Il est accompagné de plusieurs étiquettes dont nous reproduisons le texte de deux :

a. « *Ruficollis* Pict. Genève » (étiquette ancienne).

b.

Br.... Ce mot est-il
8-7-40 « Brezon »
d'où est décrit
H. ruficollis Pict. ?

et au verso de
la même
étiquette :

Dr. discolor Ramb. ♂ ?
Type de *ruficollis* Pict. ?
F. Schmid, 1944

Le nom de la localité est malheureusement indéchiffrable, à l'exception des deux premières lettres. La date est elle aussi sujette à interprétation. F.S. a lu 5-7-40 et L.B. autrement (voir ci-dessus).

H. tessellatus Ramb. 2 ♂♂ 2 ♀♀ de Suisse.

Platyphylax frauenfeldi Brau. Deux spécimens sont conservés dans la collection. Un ♂ est le type de *pallascens* McL. C'est indiscutablement le spécimen ♂ que mentionne MACLACHLAN dans son grand ouvrage, comme appartenant à la collection PICTET. Il provient de l'Oberland bernois, porte une étiquette « *Platyphylax pallascens* McL. Type », mais aussi la mention « *L. nervosa*

Fab. Oberland bernois » ? Nous l'avons étiqueté comme lectotype de *pallescens* McL. 1 ♀ est de Berne 25 oct. (toujours de la coll. PICTET ?).
Melampophylax melampus McL. : 2 ♂♂ 1 ♀ de « Cran, Alpes ».
M. mucoreus Hag. : bonne série, presque uniquement ♂♂, tous de Suisse sauf 1 ♂ des Pyrénées.
Anisogamus difformis McL. : 2 ♂♂ de Sandalp, 1 ♂ du Valais. L'armature génitale d'un exemplaire de Sandalp est figurée ici (fig. 10).

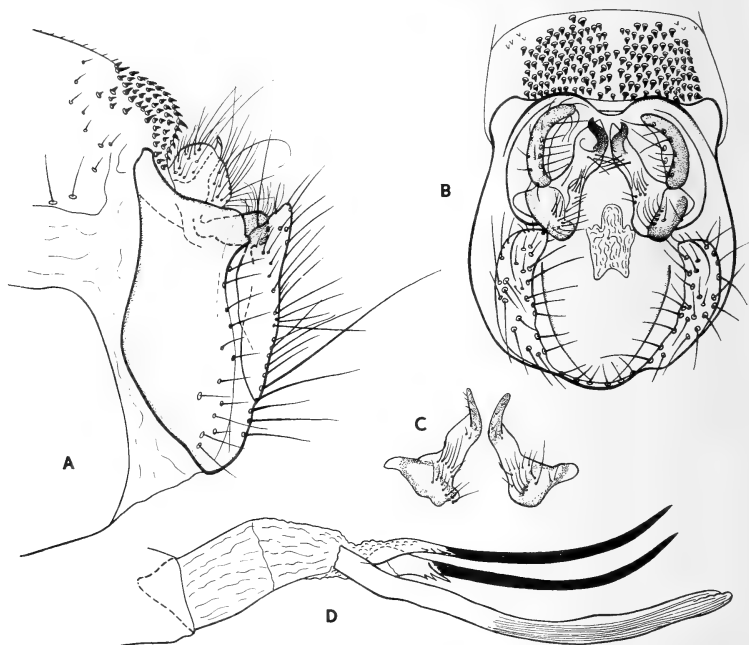


FIG. 10.

Génitalia ♂ de *Anisogamus difformis* McL (Sandalp). A : vue latérale ; B : vue de face, abdomen assez nettement incliné vers le bas ; C : phallus et paramères ; D : appendices intermédiaires vue de face (abdomen moins incliné vers le bas que dans fig. B).

Parachiona picicornis Pict. : plusieurs exemplaires de Suisse.

Enoicyla pusilla Burm. : 1 ♂ d'« Eur. Centr. » (coll. PICTET ?).

E. reichenbachii Kol. : 1 ♂ d'« Eur. Centr. » (coll. PICTET ?). Il y a également une série de larves récemment récoltées au Monte Generoso, Tessin, par Cl. BESUCHET et conservées en alcool.

- Stenophylax mitis* McL. : 1 ♂ de Suisse, 1 ♂ 1 ♀ de la Grotte de la Liane, Salève, France.
- S. mucronatus* McL. : une série de ♀♀ capturées dans une grotte de Vallorbe et de stations épigées de Suisse.
- S. permistus* McL. : grande série surtout de grottes de Suisse, mais aussi de stations épigées de Suisse, « Eur. Centr. » et « Europe ».
- S. vibex vibex* Curt. : 5 exemplaires de Suisse (grottes ou non). 1 spécimen sans abdomen d'Angleterre, probablement de la collection McLACHLAN.
- Micropterna fissa* McL. : 1 ♀ de Genève et 1 ♀ de la Grotte de Prépunel, Neuchâtel (Suisse). Il y a aussi une série de 5 types de *Micropterna fuscata* Navas de la Grotte Campo dei Fiori, Varese, Italie. Rappelons que *fuscata* est synonyme de *fissa* (SCHMID, 1949).
- M. lateralis* Steph. : 1 ♂ d'« Europe » (coll. MACLACHLAN) et un exemplaire d'« Europe », sans abdomen, déterminé par F. SCHMID comme ♀ de cette espèce.
- M. nycterobia* McL. : assez grande série, surtout de plusieurs grottes de Suisse. Aussi quelques spécimens épigés de Suisse et d'« Europe ».
- M. sequax* McL. : une série de grottes mais surtout de stations épigées de Suisse, Riesengebirge, Angleterre, Suède, « Europe » ou sans indication de provenance.
- M. testacea* Gmel. : assez grande série de grottes et stations épigées suisses. 1 ♂ de Hongrie.
- Mesophylax aspersus* Ramb. : 2 ♀♀ de la Grotte de la Grande Poule, Vaud, Suisse ; 1 ♀ de Montpellier ainsi qu'un exemplaire de la même localité, sans abdomen et déterminé par F. SCHMID comme *aspersus* ♂.
- M. impunctatus* McL. : 1 ♂ de la Grotte de Croy, Vaud, 1 ♀ de la Grotte aux Ours, Vaud et 1 ♀ de S. Salvador, Suisse.
- Allogamus auricollis* Pict. : une longue série de spécimens, surtout de Suisse, mais l'un d'entre eux provient de Chamonix et plusieurs d'« Eur. Centrale ». Dans la description originale, PICTET affirme avoir trouvé cette espèce « seulement dans l'Arve ». Deux exemplaires seulement pourraient être des syntypes. Un exemplaire sans abdomen étiqueté « Genève » et une ♀ de la même localité, pourvue d'une étiquette avec la combinaison $\frac{620}{48}$, considérée par ZWICK (1972) comme indiquant *peut-être* l'appartenance à la collection PICTET. Il serait éventuellement possible de désigner cette ♀ comme lectotype, mais nous nous en sommes abstenu, la chose étant inutile, l'espèce étant bien caractérisée et connue et le sexe ♀ peu représentatif dans ce genre.

Quelques exemplaires étiquetés « Chatelaine » appellent quelques commentaires. Certains détails de l'armature génitale du ♂ font penser à *antennatus* McL. Il y a une zone nettement plus foncée que le reste, mais

pas de tubercules sur le VIII^e tergite. Les appendices inférieurs apparaissent nettement émarginés en vue latérale. L'édéage ressemble plutôt à celui d'*antennatus* tel que l'a figuré SCHMID (1951). Mais par la taille et la coloration ces exemplaires se rattachent évidemment à *auricollis*.

H. hilaris McL. : 1 ♂ 2 ♀♀ de « Cran, Alpes ».

A. ligonifer McL. : 4 ♂♂ d'Estenos, Haute-Garonne.

A. mendax McL. : 2 ♂♂ 1 ♀ et 3 exemplaires sans abdomen de Suisse.

Consortophylax consors McL. : un exemplaire du Valais, déterminé par F. SCHMID comme *consors* ♂.

Pycnopsyche subfasciata Say. : 1 ♂ 2 ♀♀ de l'Illinois et du Michigan (H. H. ROSS det.).

Chaetopteryx major McL. : 4 ♂♂ 1 ♀ de Silésie et des Mittelgebirge.

C. villosa Fbr. : assez importante série de Suisse. Plusieurs exemplaires n'ont pas de provenance.

Pseudopsilopteryx zimmeri McL. : 2 ♂♂ 2 ♀♀ des Alpes suisses.

Chaetopterygopsis maclachlani St. : petite série de Silésie et des Riesengebirge.

Annitella pyrenaea Nav. : 1 ♂ du Port de Benasque, Haute-Garonne.

Psychoglypha subborealis Bks. : 1 ♂ de Robson, Colombie Britannique, déterminé par DENNING comme *Glyphopsyche subborealis*. Nous avons suivi ici DENNING, 1970.

P. alascensis Bks. : belle petite série de Wellington, Colombie Britannique, déterminée par F.S. comme *ullus* Milne.

Goeridae

Goera pillosa Fabr. : petite série de Suisse, Saint-Pétersbourg et « Europe ».

Lithax niger Hag. : 7 ♂♂ des Alpes suisses.

Silo graellsii Ed. Pict. : 2 ♂♂ syntypes de Las Granjas, Espagne, juillet 1859, avec des étiquettes sans doute de la main de A.-E. PICTET : « *Silo* n. sp. - *Silo Graellsii* Ed. P. ». Une de ceux-ci a été désigné comme lectotype.

S. nigricornis Pict. : assez grande série de ♂♂, surtout de Suisse, mais aussi d'« Eur. Centr. ». Un ♂ du Jura porte les étiquettes suivantes : « T. nigricorne Nov. sp. Divonne » et « T. nigricorne Naville 8-7-39 ». Ce ne peut pas être un syntype si la date est correcte.

S. pallipes Fabr. : 8 ♂♂ et 2 spécimens sans abdomen de Suisse, « Eur. Centr. » et « Europe ».

S. piceus Brau. : 5 ♂♂ de Suisse.

Silo spp. : toutes les ♀♀ du genre ont été classées ici.

Thremmatidae

Thremma gallicum McL. : 3 ♂♂ d'Espagne.

Lepidostomatidae

- Lepidostoma hirtum* Fabr. : petite série de Suisse, Saint-Pétersbourg et « Eur. Centr. » ou sans provenance. Un exemplaire malheureusement sans abdomen est de Las Granjas, juillet 1859 (A.-E. PICTET). Il avait été étiqueté par F.S. comme « *L. fimbriatum* E. Pict. ? ».
- Lasiocephala basalis* Kol. : une série surtout de Suisse, mais aussi de Russie (coll. MACLACHLAN ?).
- Crunoecia irrorata* Curt. : 2 ♂♂ 2 ♀♀ et un exemplaire sans abdomen de Suisse.

Leptoceridae

- Triplectides luzonensis* Nav. : 1 ♂ avec étiquette de NAVAS : « *Notanatolica luzonensis* Nav., Navas S.J. det. » et « Vigan (Luzon) 1919 ».

Cet exemplaire correspond généralement à la description que donne SCHMID, 1949 de *luzonensis* ; mais dans le travail cité, les exemplaires en provenance de Vigan sont considérés comme « relativement peu variables ». Or, l'exemplaire du Muséum de Genève se distingue par deux caractères génitaux, de l'exemplaire type décrit et figuré par SCHMID : l'« upper penis cover » est nettement différent, car il est assez large à l'apex qui présente une échancrure médiane nette quoique peu profonde (ressemblance avec le type de *gilolensis* McL. et avec des espèces comme *manilana* Nav. ou *media* Nav.); l'angle supérieur interne du gonopode — auquel SCHMID applique le nom de « bord basal interne » — est mieux développé, formant un petit appendice nettement tourné du côté latéral (comme chez *variipennis* Nav. par exemple). Bref, il n'y a probablement pas de meilleure solution que de considérer actuellement cet exemplaire comme *luzonensis* (espèce qui serait donc plus variable qu'on ne le pensait), en attendant que l'examen d'exemplaires plus nombreux confirme ou infirme l'opinion avancée par MOSELY, conformément à laquelle *luzonensis* Nav. serait synonyme de *gilolensis* McL.

- Athripsodes albifrons* L. : quelques exemplaires de Suisse, Alpes et « Eur. Sept. ».
- A. alboguttatus* Hag. : 1 ♂ d'« Europe ».
- A. annulicornis* Steph. : un couple du canton de Vaud.
- A. aterrimus* Steph. : petite série de Suisse et d'« Eur. Centr. ».
- A. aureus* Pict. : un seul exemplaire dont il ne reste que la tête avec les antennes, le thorax, les pattes, une aile antérieure et une postérieure. Il est étiqueté « Alpes ». Il n'est pas impossible qu'il ait fait partie de la collection PICTET.

La coloration de l'insecte correspond parfaitement à la description de MACLACHLAN. C'est donc bien d'*aureus* qu'il s'agit.

A. bilineatus L. : plusieurs exemplaires de Suisse et d'« Eur. Sept. » ou sans provenance.

A. braueri Ed. Pict. : 1 ♀ du Lac de Gredos, Espagne.

A. cinereus Curt. : grande série de ♂♂ de Suisse, Saint-Pétersbourg, Laponie et « Europe ». Aussi quelques ♀♀, certaines sans provenance.

A. dissimilis Steph. : 1 ♂ de Genève, 1 ♂ de Saint-Pétersbourg (coll. KOLENATI), 1 ♀ d'« Eur. Occid. », peut-être de la collection MACLACHLAN et un exemplaire sans abdomen.

A. fulvus Ramb. : 1 ♂ de Saint-Pétersbourg (KOLENATI).

A. leucophaeus Ramb. : 2 ♂♂ 3 ♀♀ de Suisse.

A. perplexus McL. : 2 ♂♂ et un exemplaire sans abdomen de Saint-Pétersbourg (KOLENATI).

Leptocella albida Walk. : quelques spécimens de diverses localités du Iowa et de l'Alberta.

Mystacides alafimbriata H.-Grif. : 3 ♂♂ de Colombie britannique et de l'Etat de Washington.

M. azurea L. : assez grande série de Suisse, Saint-Pétersbourg, « Europe » ou sans provenance.

M. longicornis L. : parmi les exemplaires conservés à sec, 3 ♂♂ seulement ont la coloration foncée habituelle et ils sont tous étiquetés « Alpes ». D'autre part, 14 exemplaires de Saint-Sulpice, Evian, Genève, Genthod, Zurich, ainsi que 20 exemplaires de Genève conservés en alcool, ont une coloration extrêmement pâle. Ceci avait induit F.S. à déterminer les 14 spécimens sus-mentionnés comme *monochroa* McL. Or, l'examen minutieux de ces exemplaires a montré la parfaite identité des génitalia ♂ et ♀ avec ceux de *longicornis*, dont *monochroa* est sans aucun doute un synonyme. Mais le phénomène intéressant de la présence d'énormes populations (ou de souches au sein des populations) de *longicornis* de coloration extrêmement pâle, surtout dans les grands lacs en bordure des Alpes (Léman, lacs de Zurich et de Garde, etc.) n'a pas encore trouvé de solution.

Confrontée avec de tels cas, la taxonomie doit s'avouer impuissante car le problème est du domaine de la génétique des populations et de l'écologie. Nul doute que c'est le même complexe de facteurs qui doit opérer dans les cas de *M. longicornis-leucoptera* (cf. MORETTI, 1958), *Oecetis ochracea-albescens*, *Brachycentrus subnubilus-albescens* et la liste n'est pas complète.

N. nigra L. : quelques exemplaires de Suisse et d'« Europe ».

Triaenodes bicolor Curt. : quelques exemplaires de Suisse et d'« Europe ».

T. griseus Bks. : 4 ♀♀ de Sunnysdale, Lloydminster, Alberta.

- T. marginatus* Sibl. : 1 ♂ de Pewaukee Lake, Wisconsin.
T. tardus Milne : 1 ♂ du Washington Co., Wisconsin.
Oecetis avara Bks. : 1 ♀ de Belleville, Ontario.
O. cinarens Hag. : 2 ♂♂ du Wisconsin et du Minnesota.
O. furva Ramb. : 4 ♂♂ de Suisse.
O. inconspicua Walk. : 2 ♂♂ ainsi étiquetés; le premier, du Minnesota a été déterminé par DENNING; les deux autres, du Michigan et du Iowa, par F.S.
O. ochracea Curt. : petite série de Suisse et 2 ♂♂ 1 ♀ de Sunnysdale, Lloydminster, Alberta.
O. testacea Curt. : 1 ♂ de Suisse.
Setodes argentipunctella McL. : 1 ♂ 1 ♀ du canton de Vaud.
S. punctata Fabr. : 1 ♂ de Paris qui est peut-être un exemplaire original de FABRICIUS, car Paris est la *terra typica* de cette espèce. Le spécimen porte la mention « M. Punctata Fab. Paris ». Aussi 1 ♀ de Saint-Petersbourg (coll. KOLENATI) avec une étiquette : « Hiera Kol. ».
Leptocerus tineiformis Curt. : 1 ♀ de Suisse.
Adicella filicornis Pict. : 1 ♂ 1 ♀ du Valais.
A. reducta McL. : 1 ♂ d'« Eur. Occid. » (probablement de la coll. MACLACHLAN).

Sericostomatidae

- Notidobia ciliaris* L. assez grande série, la plupart de Suisse, 1 ♂ de Hongrie, quelques exemplaires d'« Europe » ou sans localité précise et quelques autres sans abdomen.
Oecismus monedula Hag. : 1 ♀ de Sierre, ce qui prouve la présence de l'espèce dans les Alpes.
Schizopelex festiva Ramb. : 7 ♂♂ 2 ♀♀ tous d'Espagne. 4 ♂♂ 2 ♀♀ sont de la collection A.-E. PICTET. Ils sont tous de Las Granjas, juillet 1859, bien que l'un d'eux soit étiqueté « Eur. Mérid. ». 1 ♂ est étiqueté de la main de A.-E. PICTET : « *Seric. festiva* » et un autre « *Seric. granjae* ». F.S. a ajouté 3 ♂♂ capturés par lui-même à San Raphaël (Ségovie).
Sericostoma (remarques préliminaires). Le genre est assez bien représenté dans cette collection et quelques-uns des spécimens sont assez intéressants. Mais il faut rappeler ici que la systématique des *Sericostoma* d'Europe est à refaire et que cela ne serait possible que dans le cadre d'une révision complète. Nous nous sommes bornés ici à trouver des *solutions provisoires* aux problèmes, de réparer les erreurs d'interprétation les plus graves, de ranger et d'étiqueter les spécimens d'une manière qui facilitera leur utilisation pour cette future révision. C'est encore à cela que nous avons pensé en dessinant

les « épines du X^e segment » de presque tous les exemplaires de la collection (fig. 11). Notre étiquetage a donc été prudent et doit être considéré comme provisoire.

- S. baeticum* Ed. Pict. (fig. 11 - de 10 à 12). 1 ♀ avec étiquette imprimée « Eur. Merid. », avec étiquette manuscrite peut-être de A.-E. PICTET : « *Seric. baeticum* Ed. P. » et avec étiquette de F.S. : « *S. baeticum* E. Pict. ♀ holotype ? ». C'est le seul exemplaire qui pourrait appartenir à la série typique. Nous le désignons donc comme lectotype. 1 ♂ de Lugo, avec étiquette de NAVAS : « *Sericostoma merinoi* Nav. P. Navas S.J. det. » et 1 ♂ de Burgueira avec la même étiquette. SCHMID (1949), ayant examiné l'holotype, considère que *merinoi* est synonyme de *vittatum*. Mais les deux exemplaires dont nous venons de parler ne sont pas des *vittatum* : la bande pâle des ailes antérieures manque, et la forme des épines du X^e segment entre dans les limites de variabilité de *baeticum*. 1 ♂ 1 ♀ de Cercedilla déposé par F.S. Les figures 11-10 sont d'après l'exemplaire de Cercedilla et les figures 11-11 et 11-12 d'après les deux spécimens de NAVAS.
- S. galeatum* Ramb. : 4 ♂♂ des Mies, Genève et Saint-Sulpice, Suisse (fig. 11-21, 22, 23).
- S. grisoleum* McL. : 2 ♀♀ de Prescott et Lake Mountain, Arizona. Ces deux spécimens ont été déterminés par F.S. comme *Notidobia assimilis* Bks. que l'on a découvert depuis être synonyme de *grisoleum*.
- S. personatum* Kirby et Spenc. - *pedemontanum* McL. Nous sommes persuadés que *pedemontanum* est synonyme de *personatum* (BOTOSANEANU, 1967), mais nous préférons actuellement cette appellation provisoire. 11 ♂♂ ont été placés sous cette étiquette collective (fig. 11, 1-9). Ils proviennent de Suisse, Espagne et d'« Eur. Centr. » ou sont sans provenance. Le masque de la plupart de ces exemplaires n'est pas très fortement développé (caractère de *pedemontanum* ?). 6 ♀♀ de Suisse ou sans provenance, étiquetées par F.S. comme *pedemontanum* ont trouvé leur place ici. Quelques-uns de ces insectes portent d'anciennes étiquettes comme « *Sericostoma spencei* Kirby », « *multiguttatum* Pict. » et « *Sericostoma collare* P. ».
- S. pyrenaicum* Ed. Pict. : 4 ♂♂ récoltés par A.-E. PICTET dans les Pyrénées, en juillet 1859 et appartenant donc à la série originale. 1 ♂ d'« Espagne » (plusieurs pièces collées sur un carton). 2 ♀♀ dont l'une a perdu son abdomen, de la série typique, avec étiquettes de la main de A.-E. PICTET : « *Seric. pyrenaicum* Ed. P. ». 1 ♀ de Moncayo, avec étiquette manuscrite « *Sericostoma pyrenaicum* E.P., P. NAVAS S.J. det. ». 1 ♀ de Molinetta, Espagne provient peut-être aussi de la collection NAVAS. 1 ♀ d'« Eur. Merid. ». Les épines du X^e segment des 5 ♂♂ ont été figurées ici (fig. 11 - 34-38). L'espèce reste très douteuse et les étiquettes ne disent rien d'intéressant. Néanmoins nous désignons un des ♂♂ de la série originale comme lectotype.

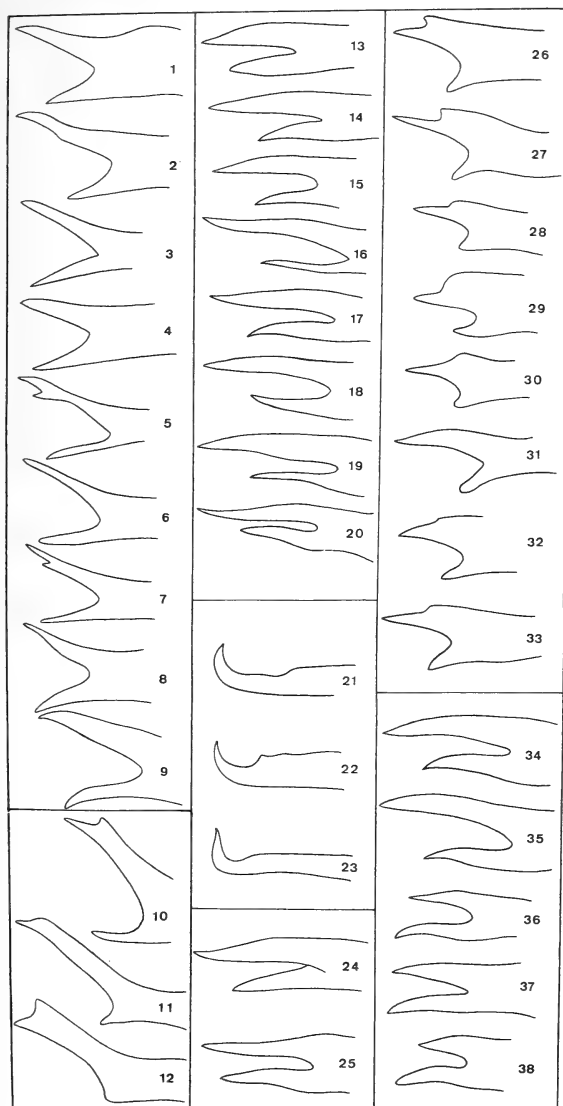


FIG. 11.

« Epines du X^e segment » chez la plupart des spécimens ♂ de *Sericostoma* de la collection (pour certains détails, voir texte). 1-9 : *S. « personatum-pedemontanum »* ; 10-12 : *S. baeticum* ; 13-20 : *S. selysii* ; 21-23 : *S. galeatum* ; 24-25 : *S. timidum* ; 26-33 : *S. vittatum* ; 34-38 : *S. pyrenaicum*.

S. selysi Ed. Pict. : 3 ♂♂ d'Espagne. L'un a été récolté à Las Granjas par A.-E. PICTET, en juillet 1859, étiquetté de sa main « *S. Selysii* Ed. P. - *Sericostoma* N° III n. sp. », et fait partie de la série typique. Nous le désignons ici comme lectotype. 1 ♂ d'« Hispana » est pourvu d'une étiquette qui est peut-être aussi de la main de A.-E. PICTET: « *Sericostoma Selysii* Pict. ». Le troisième, de la collection NAVAS et capturé à Moncayo, est étiquetté par ce dernier: « *Sericostoma pyrenaicum* E.P. ». L'erreur de NAVAS est bien excusable dans ce cas. Il y a encore 5 ♂♂ d'« Eur. Mérid. » et 1 ♂ des Pyrénées. Une seule ♀ a été étiquetée par F.S. comme *selysi* et provient de Las Granjas, collection A.-E. PICTET. L'espèce reste très douteuse. Figure 11 - 13 à 20; la figure 19 est d'après l'exemplaire déterminé comme *pyrenaicum* par NAVAS.

S. timidum Hag. : 2 ♂♂ de Burgdorf (fig. 11 - 24-25).

S. vittatum Ramb. : 9 ♂♂ d'Espagne dont l'un est sans abdomen. Les ailes antérieures de tous ces spécimens ont la coloration typique de l'espèce : la bande pâle est toujours présente, mais sa largeur et sa netteté sont très variables. Les épines du X^e segment (fig. 11 - 26-33) correspondent parfaitement, chez la majorité des exemplaires, avec la notion qu'on s'était faite de cette espèce. Toutefois, chez l'un d'eux ces épines sont exactement comme chez *baeticum* (comparer la fig. 27 avec les fig. 97-98 de SCHMID, 1952). Enfin 2 ♀♀, également d'Espagne, ont été placées ici par F.S.

Sericostoma spp. ? : quelques ♀♀ sans intérêt.

Beraea maurus Curt. : 1 ♂ du canton de Vaud.

B. pullata Curt. : plusieurs exemplaires de Suisse et un d'« Eur. Centr. ».

Beraeodes minuta L. : 3 exemplaires du canton de Vaud.

Ernodes articularis Pict. : petite série du canton de Vaud.

E. vicina McL. : quelques spécimens de Suisse.

Odontoceridae

Odontocerum albicorne Scop. : une grande série, la plupart de Suisse, mais quelques-uns sans provenance précise.

Molannidae

Molanna angustata Curt. : petite série de Zurich et Saint-Petersbourg. Egalement 1 ♀ douteuse.

RÉSUMÉ

Les auteurs de cet article ont révisé la collection de Trichoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, dont la partie la plus ancienne est constituée par des exemplaires de F.-J. Pictet et A.-E. Pictet. Des 100 espèces que ces auteurs ont données comme nouvelles, 36 sont incontestablement valides. Des lectotypes ont été désignés chaque fois qu'il a été possible, c'est-à-dire pour 7 d'entre elles. De plus, une espèce est décrite ici pour la première fois. On trouvera la liste de ces types à la page 223.

SUMMARY

The authors of this article revised the Trichoptera of the collection of the Muséum d'Histoire naturelle of Geneva. The oldest part is constituted by specimens of F.-J. Pictet and A.-E. Pictet. Among the 100 species that these authors described as new, only 36 are actually surely valid. Lectotypes have been designated every time it was possible, that is for 7 species. One species is described here for the first time. The list of the types is on page 223.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren dieser Arbeit führten eine Revision der Trichopterensammlung des Muséum d'Histoire naturelle von Genf durch, deren ältester Teil die Exemplare von F.-J. Pictet und A.-E. Pictet umfasst. Von den 100 Arten, die diese Autoren als neu beschrieben, sind 36 noch sicher gültig. Lectotypen wurden, wann immer es möglich war nämlich in 7 Fällen, designiert. Zusätzlich wurde eine Art als neu beschrieben. Die Liste dieser Typen befindet sich auf Seite 223.

BIBLIOGRAPHIE

- BOTOSANEANU, L. 1967. Trichoptera. In: *Limnofauna Europaea* (red. J. Illies), G. Fischer, Stuttgart, 285-309 pp.
- BOTOSANEANU, L. et M. MARINKOVIČ-GOSPODNETIČ. 1966. Contribution à la connaissance des Hydropsyche du groupe fulvipes-instabilis. Etudes des genitalia mâles. *Annls. Limnologie* 2 (3): 503-525.
- DÉCAMPS, H. 1966. Sur la détermination des femelles de *Potamophylax latipennis* (Curt). *Neboiss et Potamophylax cingulatus* (Stephens). *Annls. Limnologie* 2 (3): 537-541.
- DENNING, D. E. 1970. The genus *Psychoglypha*. *Can. Ent.* 102 (1): 15-30.
- FISCHER, F. C. J. 1960-1970. Trichopterorum Catalogus, vol. I-X. *Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam*.
- FISCHER, F. C. J. 1970. Änderung einiger präokkupierten Namen in der Ordnung Trichoptera. *Ent. Ber.* 30: 242-243.
- KIMMINS, D. C. 1944. Supplementary notes on the Trichoptera of the English Lake District. *Entomologist* 77 (973): 81-83.

- MACLACHLAN, R. 1874-1884. A monographic revision and synopsis of the Trichoptera of the European Fauna (incl. Supplements+First Add. Suppl.). *London-Berlin*.
- MORETTI, G. P. 1958. Tappe iniziali nella coleobiosi della larva di *Helicopsyche sperata* McL. (Insetti, Tricotteri). *Boll. Soc. ital. Biol. sper., Naples* 34: 1442-1443.
- MORETTI, G. P. 1960. (Notice sur une communication de). *Archo. bot. biogeogr. ital.* 36 ser. 4, vol. 5 (1-2): 9.
- MOSELY, M. E. 1939. The British Caddis Flies. A collector's handbook. *George Routledge & Sons*, London, 320 pp.
- NIMMO, A. P. 1971. The adult Rhyacophilidae and Limnephilidae (Trichoptera) of Alberta and Eastern British Columbia and their postglacial origin. *Quaest. ent.* 7: 3-234.
- PICTET, A. E. 1865. Synopsis des Névroptères d'Espagne. *Genève*, 123 pp.
- PICTET, F. J. 1834. Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides. *Genève*, 233 pp.
- PICTET, F. J. 1836. Description de quelques nouvelles espèces de Névroptères du Musée de Genève. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève* 7: 00-00.
- ROSS, H. H. 1944. The Caddis Flies, or Trichoptera, of Illinois. *Bull. Ill. nat. Hist. Surv.* 23 (1): 1-326.
- ROSS, H. H. and DON R. MERKLEY. 1952. An annotated key to the nearctic males of *Limnephilus*. *Am. Midl. Nat.* 47 (2): 435-455.
- SCHMID, F. 1949. Les Trichoptères de la Collection Navas. *Eos* 25 (3-4): 305-426.
- SCHMID, F. 1951. Monographie du genre *Halesus*. *Trabajos del Mus. Cienc. nat. Barcelona*, N.s. Zool. 1 (3): 5-72.
- SCHMID, F. 1952. Contribution à l'étude des Trichoptères d'Espagne. *Pirineos* 26: 627-695.
- SCGMID, F. 1956. La sous-famille des Drusinae. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg. sér. 2*, 55: 1-92, planches.
- SCHMID, F. 1965. Deux nouveaux *Limnophilus* européens. *Bonn. zool. Beitr.* 16 (1/2): 155-157.
- TOMASZEWSKI, C. 1962. Uwagi do opisów gatunków *Potamophylax latipennis* (Curt.) i *Hydropsyche angustipennis* (Curt.). *Annls. zool. Warsz.* 21 (9): 185-191.
- ULFSTRAND, S. 1970. Trichoptera from River Vindelälven in Sweden Lapland, a four-year study based mainly on the use of light-traps. *Ent. Tidskr.* 91 (1-4): 46-63.
- ULMER, G. 1907. Monographie der Macronematinae. In: Catalogue Coll. Selys Longchamps (Trichoptera, Zweiter Teil), *Bruxelles*, 121 pp., planches.
- ULMER, G. 1909. Trichoptera. In: Die Süßwasserfauna Deutschlands (red. Brauer), *G. Fischer, Jena*, 326 pp.
- ZWICK, P. 1972. Die Plecopteren Pictet's und Burmeister's mit Angaben über weitere Arten (Insecta). *Revue suisse Zool.* 78: 1123-1194.

Adresses des auteurs :

Entomology Research Institute
Central Experimental Farm
Ottawa
Ontario K1A 0C6 (Canada)

Institutul de Speologie
Str. Dr. Capsa 8
Bucuresti 35
Roumanie

Three new species of Protura from Brazil

by

Josef NOSEK

Institute of Virology, Slovak Academy of Sciences, Bratislava

With 3 figures.

***Berberentulus brasilianus* n.sp.**

Figs. 1 A-L

Holotype ♀ from Belém, Instituto Agronomico do Norte (Rio do Pará region), primeval forest "Mocampo"; a sample was taken from sandy soil up to 5 cm depth, 9.10.1964, Dr. W. Hüther leg. Holotype with allotype ♂ and some paratypes kept in Muséum d'Histoire naturelle, Geneva.

Description. — Length of body 920 μ , foretarsus without claw 94 μ .

Head. — Maxillary palp with well-developed terminal tuft of setae and with two seta-like sensillae (fig. F). Labial palp highly reduced with three setae and one sensilla (fig. G). Pseudoculus longer than broad (figs. D, E). Canal of maxillary gland with proximal part of middle length, proximally bipartite (fig. C). PR = 11.

Thorax. — Foretarsus is characterized with very long sensilla *a* which is in the first half broader than the other sensillae on exterior side. Sensilla *b* is relatively short reaching to β_3 . Sensilla *a'* on interior side of foretarsus is well developed, in the first third broadened reaching to α_4 (figs. A, B). The ratio of sensillae on exterior side of foretarsus *a* : *b* : *c* : *d* : *e* : *f* : *g* as 59 : 32 : 36 : 41 : 39.5 : 40 : 33.5; on interior side *a'* : *c'* as 40 : 25. BS = 0.38, TR = 3.8, EU = 0.15. Dorsal sensilla *t*₃ in the right lateral position is willow-leaf shaped

and two times longer than in figures A,B. Tarsus III with well developed empodial appendage (fig. I).

Abdomen. — The abdominal legs II-III with one large subapical seta and an apical one less than a half its size. The striate band is present as one distal

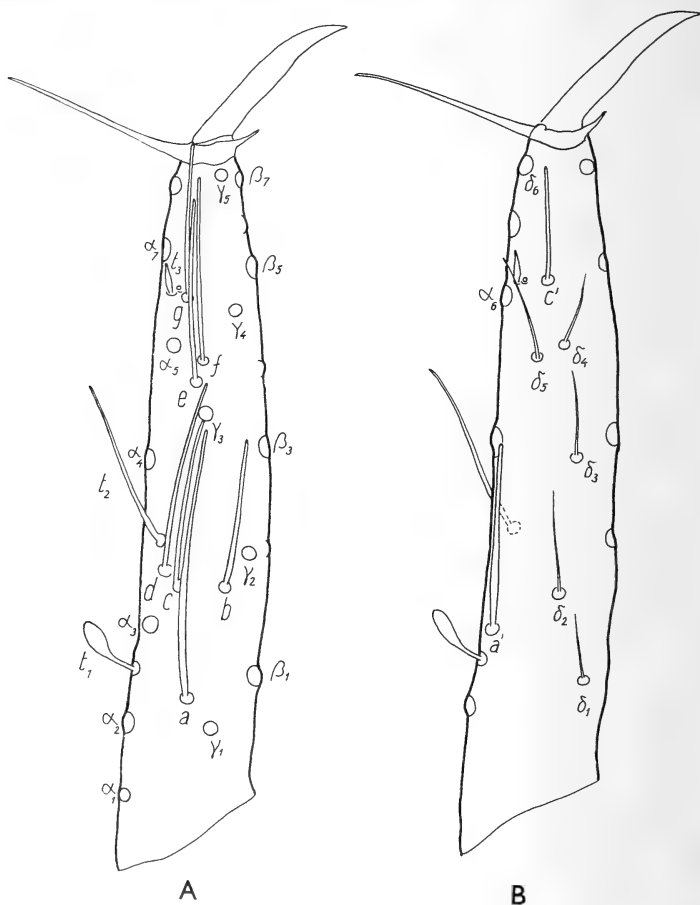


FIG. 1 A-B

Berberentulus brasiliensis n. sp. ♀ holotype:

A. Foretarsus in exterior view. — B. Foretarsus in interior view.

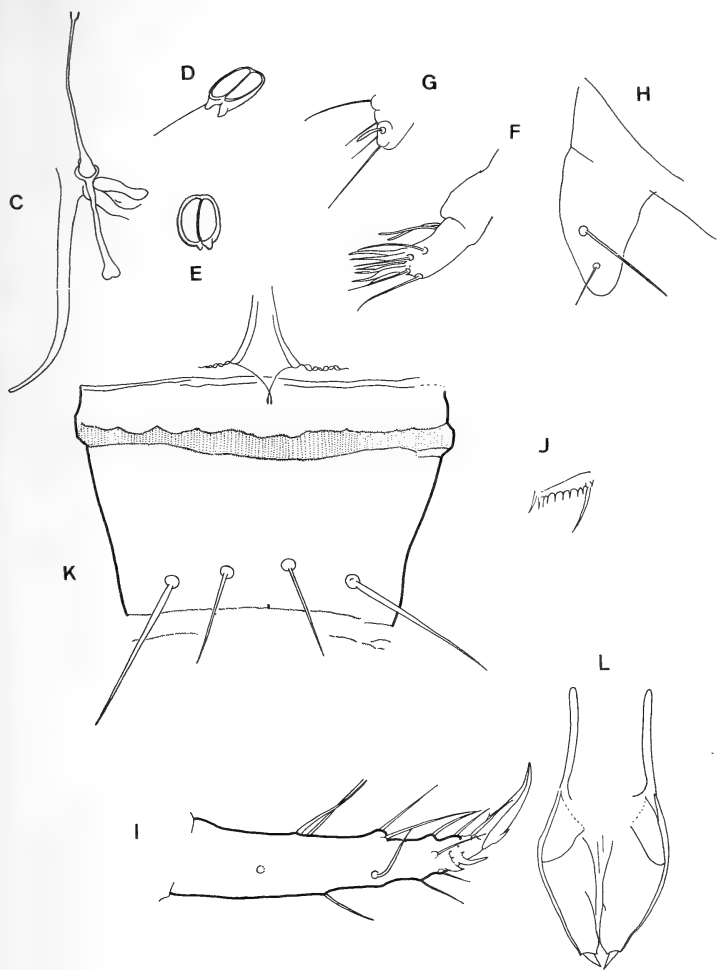


FIG. 1 C-L

Berberentulus brasilianus n. sp. ♀ holotype: C. Canal of maxillary gland. — D. Pseudoculus. — E. Pseudoculus from a mat. jun. (paratype). — F. Maxillary palpus. — G. Labial palpus. — H. Abdominal leg III. — I. Tarsus III from a female (paratype). — J. Comb VIII from a mat. jun. (paratype). — K. Stern. VIII. — L. Squama genitalis ♀. (Magnification 100×10).

transverse serrated line, and a proximal, more or less undulating line with small teeth pointing backwards (fig. K). Comb VIII with about 8 small teeth (fig. J). Squama genitalis ♀ with long pointed acrostyli (fig. L).

The striate band VIII consists of very fine outlet canals of dermal glands. Two large glands are present between the stern. VII and VIII (fig. K).

Survey of chaetotaxy in TUXEN's system

	I	II-III	IV-VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
terg.	$\frac{5}{10}$	$\frac{7}{14}$	$\frac{7}{14}$	$\frac{7}{16}$	$\frac{6}{15}$	14	12	4	9
stern.	$\frac{3}{2}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{4}{0}$	4	4	4	6

Affinity. The new species is nearest related to *Berberentulus travassosi* (SILVESTRI, 1938) but differs from it in TR, in ratio of sensillae on foretarsus and in chaetotaxy.

Berberentulus hütheri n.sp.

Figs. 2 A-K

Holotype ♀ from Campo "Caimbé" (Rio do Pará region, about 60 km NW Belém, on the road to Vigia), brown white sand. The samples were taken in a forest from förna, 16.10.1964, Dr. W. Hüther leg. Holotype with some paratypes mounted in Swan's medium kept in Muséum d'Histoire naturelle, Geneva.

Description. — Length of body 650 μ , foretarsus without claw 60 μ .

Head. — Mouthparts are inconspicuous. The sensillae of the maxillary palp are spindle-shaped, the labial palp small with 2 setae and one banana-like sensilla (fig. C). Pseudoculus is circular (fig. D). Canal of maxillary gland with relatively short proximal part, proximally bipartite (fig. E). PR = 11.

Thorax. — Foretarsus is characterized with extraordinarily long, and, in the first third, broadened sensillae *a* and *b*. The other sensillae on exterior side of foretarsus are very fine and thin. Sensilla *a'* on inner side of foretarsus is broad, sword-like (figs. A,B). The ratio of sensillae on exterior side of foretarsus *a* : *b* : *c* : *d* : *e* : *f* : *g* as 33 : 35 : 28.5 : 27 : 27.5 : 27 : 21.5; on interior side *a'* : *c'* as 23 : 20.5. BS = 0.45, TR = 3.0, EU = 0.15. Tarsus III with well developed empodial appendage (fig. F).



FIG. 2.

Berberentulus hitheri n.sp. ♀ holotype: A. Foretarsus in exterior view. — B. Foretarsus in interior view. — C. Maxillary and labial palpi. — D. Pseudoculus. — E. Canal of maxillary gland. — F. Tarsus III. — G. Abdominal leg I. — H. Abdominal leg II. — I. Abdominal leg III. — J. Comb VIII. — K. Squama genitalis ♀. (Magnification 100×10).

Abdomen. — The abdominal legs II-III with 2 setae. The ratio of apical to subapical seta as 1 : 4 (figs. G,H,I). Comb VIII with 10 teeth of medium length (fig. J). Squama genitalis ♀ with long and sharp acrostyli (fig. K).

Survey of chaetotaxy in TUXEN's system

	I	II-III	IV-VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
terg.	$\frac{6}{10}$	$\frac{8}{14}$	$\frac{8}{14}$	$\frac{6}{16}$	$\frac{6}{16}$	14	12	6	9
stern.	$\frac{3}{2}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{4}{0}$	4	4	4	9

Affinity. This species is closely related to *Berberentulus berberus* (CONDÉ, 1948) but differs from it in TR, EU, in the form of abdominal legs II-III and in pseudoculus.

Derivatio nominis. Named in honour of the well-known entomologist Dr. Hüther, Bochum, who has contributed extensively to the knowledge of European Collembola.

Eosentomon hoogstraali n.sp.

Figs. 3 A-L

Holotype ♀ from Rio do Pará region, about 100 km off the road to Brasília (= 145 km, 136° O Belém). The samples were taken in a primeval forest with luxuriant undergrowth from the 0-5 cm layer of B horizon, slightly humid soil, 23.10.1964, Dr. W. Hüther leg. Holotype with some paratypes mounted in Swan's medium kept in Muséum d'Histoire naturelle, Geneva.

Description. — Length of body 850 μ , foretarsus without claw 81 μ .

Head. — Maxillary palpi with spindle-shaped sensillae (fig. E), sensilla of labial palpus flame-shaped (fig. F). Clypeal apodeme strong horse-shoe-shaped, opening backwards (fig. D). Pseudoculus small, divided (fig. C), PR = 14.

Thorax. — Foretarsus (figs. A,B). Dorsal sensilla t_1 is situated near the base of α_3 . Praetarsal sensilla s capitate with slender club. Sensillae e and g long, knife-like. The ratio of sensillar on foretarsus in exterior view $a : b : x : c : d : e : f_1 : f_2 : g$ as 17.5 : 16 : 29 : 15 : 23 : 23.5 : 15 : 7.5 : 26.5; in interior view $a' : b_2' : c' : d'$ as 17.5 : 18 : 13. BS = 0.9, TR = 4.4, EU = 0.8. Tarsus III with relatively small dorsal spine (fig. K).

Abdomen. — Central lobe of praecosta incised. Chaetotaxy: p'_1 longer than p_1 in terg I-VI and by-passing p_1 . The ratio of setae $a_1 : a_3$ on stern IX as 22 : 23 (fig. I).

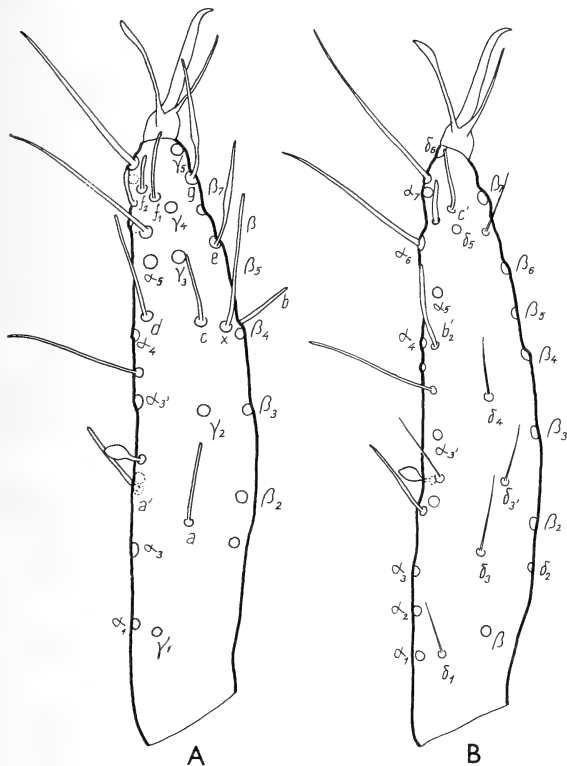


FIG. 3 A-B

Eosentomou hoogstraali n. sp. ♀ holotype:

A. Foretarsus in exterior view. — B. Foretarsus in interior view.

Squama genitalis ♀ (fig. J) with very long processus sternales. Caput processus obliquely and smoothly bent against the median edge of stylus. Allae processus a little protruding but situated very distal to caput, filum long.

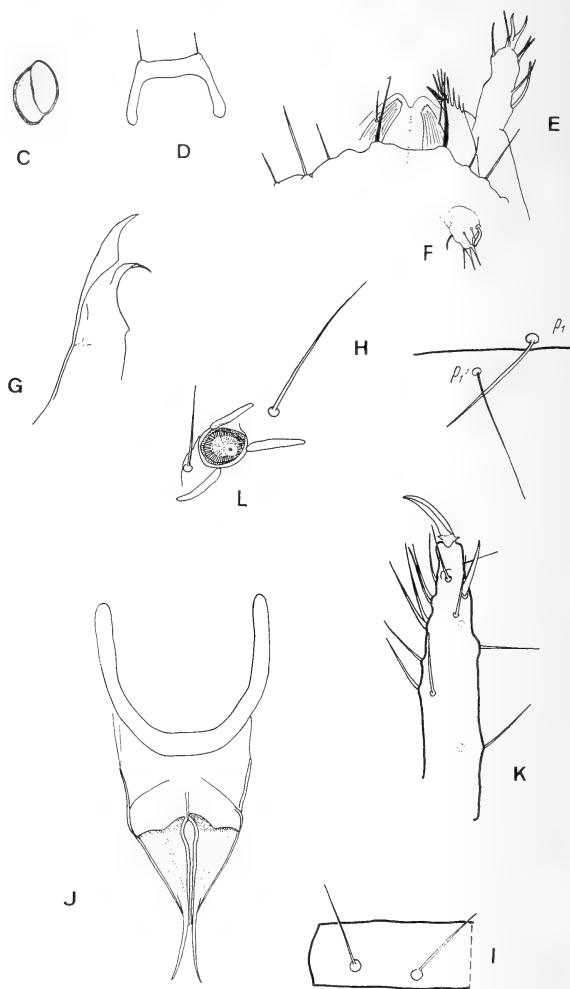


FIG. 3 C-L

Eosentomon hoogstraali n. sp. ♀ holotype: C. Pseudoculus. — D. Clypeal apodeme. — E. Forehead with maxillary palpus. — F. Labial palpus. — G. Lobus externus of the maxilla. — H. The ratio of p_1 and p_1' setae on terg. V. — I. The ratio of setae $a_1:a_3$ on stern. IX. — J. Squama genitalis ♀. — K. Tarsus III (paratype ♀). — L. Metathoracic spiracle (paratype ♀). (Magnification 100×10).

Chaetotaxy in TUXEN's system

	I	II-III	IV	V-VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
terg.	$\frac{4}{10}$	$\frac{10}{16}$	$\frac{10}{16}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{6}{16}$	$\frac{6}{9}$	6	8	8	$\frac{6}{3}$
stern.	$\frac{4}{4}$	$\frac{6}{4}$	$\frac{6}{10}$	$\frac{6}{10}$	$\frac{6}{10}$	$\frac{2}{7}$	4	4	8	$\frac{8}{4}$

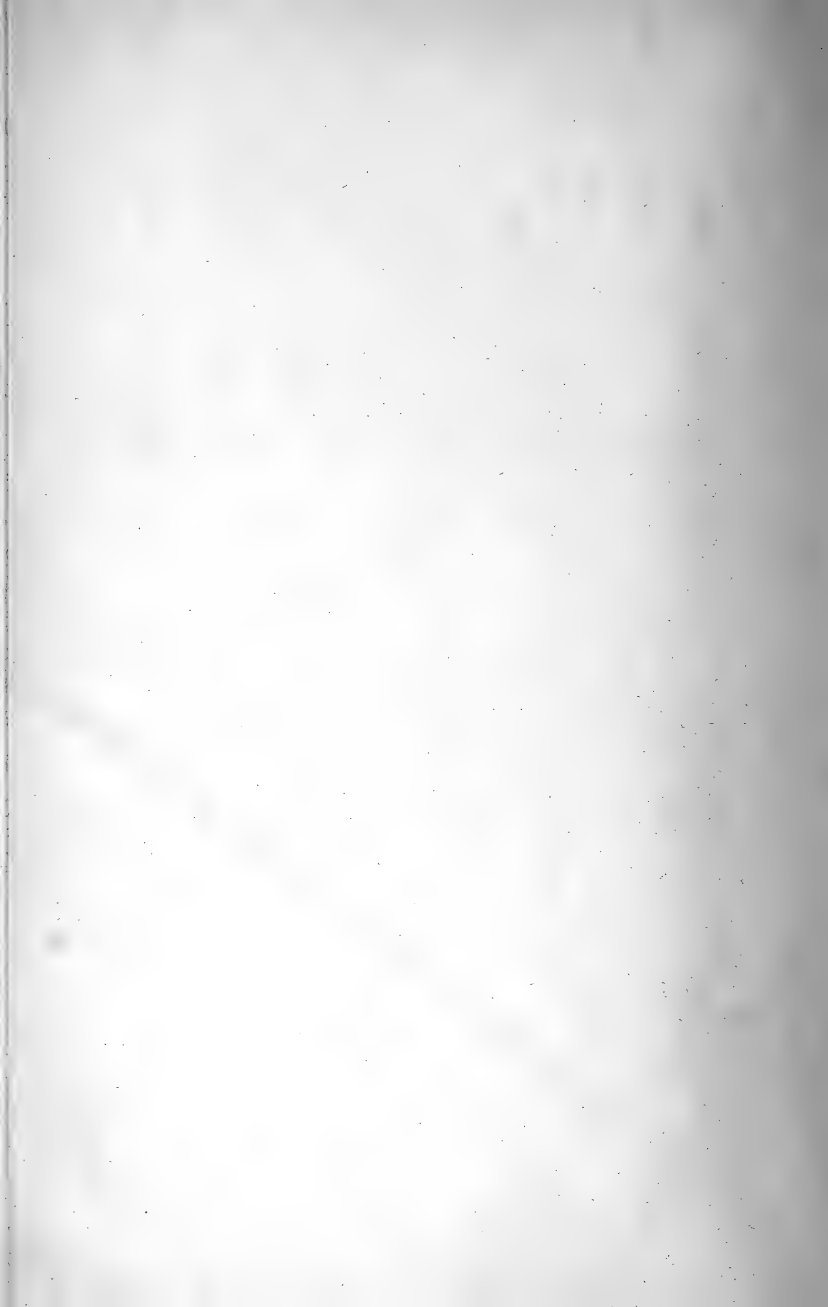
Dermal glands 4 in number are present between the terg. VIII and IX, also between IX and X.

Affinity. This species is closely related to *Eosentomon pseudowheeleri* Copeland, 1964, but differs from it in BS, in the position of dorsal sensilla t_1 , dorsal seta α'_3 , in the ratio of sensillae $c : x$, in central lobe of praecosta and in ratio of $p_1 : p'_1$ on terg. I-VI.

Derivatio nominis. Named in honour of the famous acarologist Dr. Harry Hoogstraal, Cairo.

REFERENCES

- CONDÉ, B. 1963. Protoures de Patagonie. In: *Biologie de l'Amérique australe*. Vol. II: pp. 121-125. *Éditions du Centre national de la Recherche scientifique, Paris*.
- COPELAND, T.P. 1964. New species of Protura from Tennessee. *J. Tenn. Acad. Sci.* 39: 17-29.
- TUXEN, S. L. 1964. The Protura. A revision of the species of the world with keys for determination. *Hermann, Paris*, 360 pp.



PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^{ie}, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 80 — FASCICULE 1

Pages

BÜTTIKER, W. Vorläufige Beobachtungen an augenbesuchenden Schmetterlingen in der Elfenbeinküste. (Mit 17 Figuren und 9 Tabellen)	1-43
GAMA, Maria Manuela da. Systématique évolutive des <i>Pseudosinella</i> . IX (Insecta: Collembola). (Avec 5 figures dans le texte).	45-63
HÖLZEL, Herbert. Zur Revision von Typen europäischer <i>Chrysopa</i> -Arten (Planipennia, Chrysopidae). (Mit 33 Textabbildungen) . .	65-82
KRAPP, Franz und Gerolf LAMPEL. Zahnanomalien bei Altweltaffen (Catarrhina). (Mit 19 Textabbildungen und 6 Tabellen)	83-150
LÖBL, Ivan. Revision der Gattung <i>Mina</i> Raffray (Coleoptera, Pselaphidae). (Mit 86 Abbildungen).	151-206
MAHNERT, Volker. Über griechische Pseudoskorpione II: Höhlenpseudoskorpione (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) von Korfu. (Mit 18 Abbildungen)	207-220
BOTOȘANEANU et Fernand SCHMID. Les Trichoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Situation en 1970-1971). (Avec 11 figures dans le texte)	221-256
NOSEK, Josef. Three new species of Protura from Brazil. (With 3 figures)	257-265

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

SEPTEMBRE 1973

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 80 — FASCICULE 2

Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

FRANÇOIS BAUD

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Comité de lecture

H. EPPENBERGER — Ecole polytechnique fédérale de Zurich

H. GLOOR — Université de Genève

H. A. GUÉNIN — Université de Lausanne

C. MERMOD — Université de Neuchâtel

A. SCHOLL — Université de Berne

J. SCHOWING — Université de Fribourg

W. STINGELIN — Université de Bâle

V. ZISWILER — Université de Zurich

Le Président de la Société suisse de Zoologie

Le Directeur du Muséum de Genève et de la Revue suisse de Zoologie

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.—

UNION POSTALE Fr. 230.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées
à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,
Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Revue suisse Zool.	Tome 80	Fasc. 2	p. 267-322	Genève, août 1973
--------------------	---------	---------	------------	-------------------

Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte d'Ivoire

par

Anne-Marie MAEDER

Avec 23 figures et 2 tableaux

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	268
Matériel	268
Méthodes	268
MONOGÈNES	271
A. Polystomes adultes	272
B. Stades larvaires et individus néoténiques	284
C. Infestations expérimentales et résultats	299
D. Interprétation des résultats	299
E. Problème de la néoténie	302
TRÉMATODES	303
CONCLUSION GÉNÉRALE	316
Remerciements	318
Résumé	318
Travaux cités	320

AVANT-PROPOS

De juillet à octobre 1967, au cours d'un premier séjour de trois mois au Centre suisse de recherches scientifiques à Adiopodoumé (Côte d'Ivoire), nous avons récolté de nombreux helminthes parasites d'Amphibiens, Trématodes (MAEDER, 1969) et Monogènes (MAEDER, EUZET et COMBES, 1970). De plus, nous avons trouvé des formes néoténiques ainsi que des larves à croissance lente sur les têtards de plusieurs espèces de Grenouilles. Ces néoténiques sont malheureusement restés indéterminés, car il fut impossible d'identifier les têtards avec exactitude. Ceci nous incita à continuer nos recherches et nous sommes retournée en Côte d'Ivoire de juillet à septembre 1970, accompagnée du Dr J.-L. Perret (Genève) et du Dr et M^{me} C. et P. Vaucher (Neuchâtel). Le travail fut beaucoup plus fructueux puisque nous étions quatre à capturer, élever ou disséquer les animaux. Nous avons récolté un grand nombre d'Amphibiens adultes et quelque mille têtards en vue de la recherche de Trématodes et de Monogènes. Tous les animaux examinés ont été capturés dans une zone forestière, aux environs d'Adiopodoumé. La plupart des têtards proviennent de mares temporaires.

Toutefois il y a lieu d'insister sur le fait cité plus haut, que toutes nos récoltes ont été faites durant la même période de l'année et que nous ne possédons pas de récoltes provenant des autres mois.

Adultes et têtards ont été déterminés par le Dr J.-L. Perret (Genève); nous le remercions ici de son aide précieuse et de sa fructueuse collaboration lors de la capture des Amphibiens.

MATÉRIEL

Lors de notre premier séjour en 1967, nous avons capturé et disséqué 27 espèces d'Amphibiens indiquées, avec leurs parasites, dans le tableau I. Les espèces d'Amphibiens adultes et larvaires disséqués en 1970, ainsi que leurs parasites, sont indiqués dans le tableau II.

MÉTHODES

Les Grenouilles adultes ont été chassées de nuit, à la main, alors que les têtards ont été capturés de jour à l'aide d'une épuisette.

Nous avons transporté les Amphibiens adultes dans des sacs en plastique et les têtards dans des seaux ou des bacs en plastique.

	Nombre total d'individus disséqués	Nombre d'individus parasités par des Polystomes	Nombre d'individus parasités par des Trématodes	Trématodes
PIPIDAE				
<i>Xenopus tropicalis</i> Gray	5 (5 juv.)			
BUFONIDAE				
<i>Bufo r. regularis</i> Reuss	34 (25♂, 8♀, 1 juv.)		12	<i>Mesocoelium monas</i>
RANIDAE				
<i>Dicroglossus occipitalis</i> (Günther)	3 (3♂)			
<i>Hylarana a. albolabris</i> (Hallowell)	2 (2♂)		1	<i>Mesocoelium monas</i>
<i>Phrynobatrachus accraensis</i> (Ahl)	34 (8♂, 23♀, 3 juv.)			
<i>Phrynobatrachus aelleni</i> Loveridge	1 (1♂)			
<i>Phrynobatrachus alleni</i> Parker	50 (34♂, 15♀, 1 juv.)	3	10	<i>Halipegus phrynobatrachi</i> <i>Haplometroides eburnense</i>
<i>Phrynobatrachus calcaratus</i> (Peters)	5 (2♂, 3 juv.)			
<i>Phrynobatrachus cornutus annulatus</i> Perret	1 (1♀)			
<i>Phrynobatrachus guineensis</i> Guibé & Lamotte	2 (2♀)			
<i>Phrynobatrachus liberiensis</i> Barbour & Loveridge	2 (1♂, 1 juv.)		1	<i>Haplometroides eburnense</i>
<i>Phrynobatrachus plicatus</i> (Günther)	6 (1♂, 5♀)		2	<i>Haplometroides eburnense</i>
<i>Psychadena bibroni</i> (Hallowell)	1 (1♀)			
<i>Psychadena hylaea</i> (Schmidt & Inger)	5 (4♂, 1 juv.)		3	<i>Ostolium dollfusius</i> <i>Mesocoelium monas</i> <i>Haplometroides eburnense</i>
<i>Psychadena longirostris</i> (Peters)	3 (2♂, 1 juv.)		1	<i>Mesocoelium monas</i>
* <i>Psychadena maccarthiensis</i> (Anderson)	15 (5♂, 1♀)	3	1	<i>Mesocoelium monas</i>
* <i>Psychadena oxyrhynchus</i> (Smith)	12 (8♂, 4♀)		4	<i>Mesocoelium monas</i>
<i>Psychadena superciliaris</i> (Günther)	4 (2♂, 1♀, 1 juv.)	1	1	<i>Mesocoelium monas</i>
<i>Psychadena tournieri</i> (Guibé & Lamotte)	1 (1 juv.)		1	<i>Mesocoelium monas</i>
HYPEROLIIDAE				
<i>Afraxalus dorsalis dorsalis</i> (Peters)	7 (3♂, 4♀)			
<i>Afraxalus d. dorsalis</i> « Pattern 2 » Schiøtz	22 (8♂, 3♀, 11 juv.)			
<i>Arithrolepis</i> sp.	6 (3♂, 3♀)		1	<i>Mesocoelium monas</i>
<i>Hemisus marmoratus</i> (Peters)	1 (1♂)			
<i>Hyperolius c. concolor</i> (Hallowell)	4 (2♂, 2♀)		1	<i>Mesocoelium monas</i>
<i>Hyperolius guttulatus</i> Günther	4 (4♂)			
<i>Hyperolius picturatus</i> Peters	2 (2♂)		1	<i>Mesocoelium monas</i>
<i>Hyperolius</i> sp.	1 (1♂)			

* *Psychadena maccarthiensis* et *Psychadena oxyrhynchus* ont été récoltées par L.-Ph. Knoopffler au cours d'une mission C.N.R.S. à Lamto en 1966.

Liste des hôtes disséqués en 1967 avec leurs parasites

TABLEAU II

	Nombre total d'individus disséqués	Nombre d'individus parasités par des Polystomes	Nombre d'individus parasités par des Trématodes	Trématodes	Nombre total de têtards disséqués	Nombre de têtards parasités par des larves de Polystomes
PIPIDAE						
<i>Xenopus tropicalis</i> Gray	13 (2♂, 8♀, 3 juv.)		21	<i>Mesocoelium monas</i>		
BUFONIDAE						
<i>Bufo maculatus</i> Hallowell	35 (22♂, 10♀, 3 juv.)				57	10
RANIDAE						
<i>Ambystoma subgillata</i> (Duméril)	3 (2♂, 1 juv.)		1	<i>Mesocoelium monas</i>	57	
<i>Dicroglossus occipitalis</i> (Günther)	37 (12♂, 19♀, 6 juv.)		7	<i>Haematoloechus micrurus</i>		
			1	<i>Pardaeamatoechus exoterorochis</i>		
			3	<i>Haematoloechus micrurus</i> et		
			2	<i>Pardaeamatoechus exoterorochis</i>		
			13	<i>Métacercare</i>		
<i>Hylarana albolabris</i> (Hallowell)	37 (27♂, 9♀, 1 juv.)	3	20	<i>Diplodiscus subclavatus</i>	292	31
<i>Phrynobatrachus accraensis</i> (Ahl)	55 (31♂, 15♀, 9 juv.)			<i>Mesocoelium monas</i>	2	
<i>Phrynobatrachus plicatus</i> (Günther)	1 (1♂)					
<i>Ptychadena aequiplicata</i> (Werner)					299	80
<i>Ptychadena hylaea</i> (Schmidt & Inger)	2 (2♂)		1	<i>Mesocoelium monas</i>		
<i>Ptychadena oxyrhynchus</i> (Smith)	2 (2♀)		2	<i>Mesocoelium monas</i>		
<i>Ptychadena superciliaris</i> (Günther)	103 (41♂, 39♀, 23 juv.)	8	53	<i>Mesocoelium monas</i>		
<i>Ptychadena</i> sp.			1	<i>Haliptegus phrynobatrachi</i>	14	
HYPEROLIIDAE						
<i>Afraxalus dorsalis dorsalis</i> (Peters)	35 (20♂, 15 juv.)	8			212	3
<i>Arthroleptis poecilognathus</i> Peters	2 (2 juv.)					
<i>Arthroleptis</i> sp.	11 (2♂, 4♀, 5 juv.)					
<i>Hyperolius concolor concolor</i> (Hallowell)	20 (20♂)					
<i>Hyperolius fusciventris lamtoensis</i> Schötz	17 (12♂, 3♀, 2 juv.)		1	<i>Mesocoelium monas</i>		
<i>Hyperolius guttulatus</i> Günther	22 (21♂, 1♀)		2	<i>Haliptegus phrynobatrachi</i>		
<i>Hyperolius picturatus</i> Peters	13 (12♂, 1♀)		2	<i>Mesocoelium monas</i>		
<i>Hyperolius</i> sp.					14	
<i>Leptopelis hylroides</i> (Boulenger)	2 (2♂)		1	<i>Mesocoelium monas</i>	168	82

Au laboratoire, nous avons disséqué tous les adultes et la plupart des têtards. Quelques têtards, appartenant à quatre espèces différentes et porteurs de larves néoténiques, ont été isolés dans de petits béchers. Ainsi, chaque matin, nous avons pu recueillir à la pipette les œufs pondus par les néoténiques. Les œufs ont été maintenus dans des boîtes de Pétri jusqu'à l'éclosion. Afin d'empêcher l'apparition de bactéries pathogènes pour les œufs, nous avons ajouté à l'eau, dans laquelle ils se développaient, de la streptomycine à la concentration de 5 mg/l. Les boîtes de Pétri sont toujours restées en laboratoire, à une température de 24° à 25° C.

A l'éclosion des larves, généralement après 9 à 11 jours d'incubation, nous avons tenté d'infester des têtards. Nous avons procédé de la manière suivante: Nous avons isolé un lot de têtards appartenant aux quatre espèces étudiées; ces têtards, récoltés dans la nature, ont été soigneusement examinés à la loupe et nous ont paru indemnes. Les têtards, sans pattes postérieures ou avec de toutes petites pattes postérieures sont mis, un à un dans un bécher contenant peu d'eau. Dans ce bécher sont ensuite introduites les larves gyrodactyloïdes II. Nous avons pu observer les larves, au moment où elles pénétraient par le spiracle pour se fixer sur les branchies. Ces infestations expérimentales ont été effectuées en août 1970.

Tous les Amphibiens infestés ont été rapportés à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, où ils ont été élevés en aquariums chauffés à la température de 27° à 28° C. Nous avons aussi pris soin de déioniser l'eau. Les petites Grenouilles métamorphosées ont été nourries avec de jeunes Grillons. Le taux de mortalité est assez faible: environ 1 Grenouille par semaine, sur une centaine que nous avions en élevage.

Le 9 mars 1971, nous avons disséqué le solde des Grenouilles.

MONOGÈNES

Rappelons d'abord brièvement le cycle biologique des Polystomes: les larves issues des œufs pondus par les Polystomes adultes, ou larves gyrodactyloïdes I, se fixent sur les branchies des têtards; elles sont capables d'évoluer suivant deux directions différentes: ou bien la larve subit peu de changements et donne ultérieurement un adulte après migration dans la vessie de l'hôte; ou bien elle évolue sur les branchies elles-mêmes du têtard en une forme ovigère que GALLIEN (1932) a appelée néoténique. Les larves issues des œufs des néoténiques, les larves gyrodactyloïdes II, peuvent, d'après nos propres recherches, donner de nouveaux néoténiques.

De nombreux parasitologues se sont déjà intéressés aux Monogènes du genre *Polystoma*, parasites des Amphibiens africains. Après SZIDAT (1932), PRICE (1939), DOLLFUS (1950), GALLIEN (1957), BEVERLEY-BURTON (1962) et EUZET et COMBES (1964), EUZET, COMBES et KNOEFFLER (1966) ont donné la répartition géographique

des *Polystomatidae* africains et malgaches et discuté les différentes espèces décrites. Les tout derniers travaux parus sur les *Polystomatidae* africains sont ceux de MESKAL (1970) et de TINSLEY (sous presse): le premier a décrit *P. africanum aethiopiense* Meskal, 1970 chez *Rana angolensis* (Bocage), *Ptychadena mascareniensis* (Duméril et Bibron) et *Bufo regularis* Reuss, en Ethiopie; le second a retrouvé *P. africanum aethiopiense* chez *Ptychadena mascareniensis* (mais, ayant tenu compte de notre proposition — MAEDER, EUZET et COMBES, 1970 — de considérer, d'après l'hôte, chaque forme comme une espèce distincte, il a élevé la sous-espèce *aethiopiense* au rang d'espèce) et *P. makereri* Tinsley, 1971 chez *Phrynobatrachus* sp. en Ouganda.

Après l'étude du genre *Polystoma* en Côte d'Ivoire et au Libéria (MAEDER, EUZET et COMBES, 1970), il nous a paru intéressant de poursuivre nos recherches. En disséquant de nombreux Amphibiens adultes, nous avons trouvé 4 espèces différentes de Polystomes dont 2 sont nouvelles. Nous reprenons aussi les descriptions des Polystomes étudiés précédemment en Côte d'Ivoire (MAEDER, EUZET et COMBES, 1970).

Les stades larvaires des Polystomes africains n'ont pas été étudiés jusqu'à ce jour. TINSLEY (sous presse) a disséqué de nombreux têtards mais n'a jamais obtenu de larves.

Nous avons eu la chance de trouver pour la première fois hors d'Europe de nombreuses larves néoténiques ainsi que deux larves à croissance lente sur les branchies de diverses espèces de têtards. Nous avons aussi obtenu les larves gyroductyloïdes II, pu les étudier (comme l'a fait COMBES, 1968) et tenter des infestations expérimentales.

Polystomatidae Gamble, 1896

Polystomatinae Gamble, 1896

A. Polystomes adultes

Polystoma perreti n. sp. (fig. 1)

Hôte: *Hylarana albolabris* (Hallowell)

Habitat: vessie urinaire

Localité: Anguédédou (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 5 individus adultes et 1 jeune colorés et montés in toto.

Nos exemplaires mesurent de 4,5 à 5,8 mm de longueur totale. La largeur au niveau des vagins varie de 1,15 à 1,60 mm, la largeur maximale du corps, en avant du hapter, de 1,38 à 2,30 mm. La hapter, sensiblement aussi large que

le corps (1,32 à 2,24 mm) a une longueur de 0,8 à 1,18 mm. Les ventouses mesurent de 253 à 391 μ sur 230 à 414 μ .

Les hamuli ont de 347 à 402 μ de longueur totale. Le manche, long et étroit, est séparé de la garde, plus courte et plus robuste, par une profonde encoche.

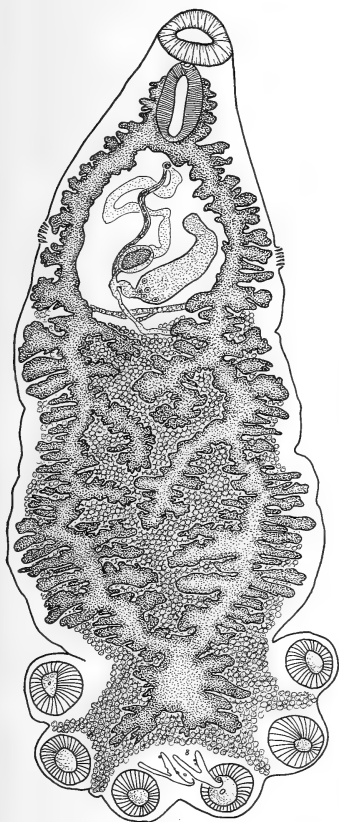


FIG. 1.

Polystoma perreti n. sp. de *Hylarana albolabris*.

Vue ventrale; le testicule et les vitellogènes ventraux ne sont pas représentés.

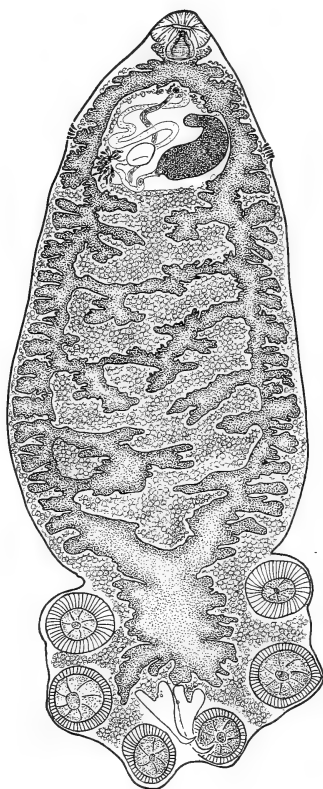


FIG. 2.

Polystoma mangelotti Gallien, 1957 de *Ptychadena superciliaris*.

Vue ventrale; le testicule et les vitellogènes ventraux ne sont pas représentés.

La lame est étroite, terminée par un crochet très recourbé, l'oncosité dorsale à peine marquée (fig. 3). Les crochets postérieurs ont de 29 à 35 μ de longueur avec un manche de 12 à 17 μ . Les crochets postéro-latéraux que nous avons pu observer mesurent de 16 à 19 μ . L'ogive des crochets latéraux I, II et III est souvent présente. Le développement de l'intestin ne nous a pas permis d'observer les trois paires de crochets larvaires antérieurs.

L'entonnoir buccal a de 345 à 495 μ de diamètre; le pharynx, piriforme, mesure de 380 à 480 μ sur 253 à 300 μ . Les branches de l'appareil digestif présentent des caecums latéraux et axiaux ramifiés; elles s'unissent à la partie postérieure pour former une importante anastomose au niveau du haptéur. Sur les 5 individus examinés, 4 ne présentent pas d'anastomose transverse préhaptoriale, 1 en possède une seule.

Le système génital ne montre aucune particularité anatomique. Le cirre est armé de 7 à 8 épines qui mesurent de 34 à 37 μ environ de longueur. Nos individus ont un petit nombre d'œufs (1 à 3) dans l'utérus. Ces œufs mesurent de 195 à 240 μ de longueur (moyenne 219 μ) et de 103 à 150 μ de largeur (moyenne 120 μ).

La vessie d'une *Hylarana albolabris* juvénile était parasitée par deux petits Polystomes qui sont probablement les jeunes *Polystoma perreti* n. sp. Les dimensions d'un des Polystomes sont: 442 μ de longueur totale et 113 μ de largeur au milieu du corps. Le haptéur, muni de 2 ventouses (les 4 antérieures ne sont pas encore formées) mesure 117 μ sur 131 μ . Les ventouses postérieures mesurent de 47 à 52 μ sur 37 μ . Les hamuli, à peine ébauchés, ont environ 50 μ de longueur. Les crochets postéro-latéraux mesurent 17 μ de longueur. Les crochets latéraux II à V ont de 22 à 24 μ de longueur et les crochets les plus antérieurs (latéraux VI), 25,5 μ . L'appareil digestif présente des caecums latéraux et axiaux apparemment sans anastomose transverse préhaptoriale. L'appareil génital n'est pas encore ébauché.

Discussion

EUZET, COMBES et KNOEPFFLER (1966) ont décrit la nouvelle espèce *Polystoma gabonensis* chez *Hylarana albolabris albolabris* (Hallowell) au Gabon. Le Monogène trouvé en Côte d'Ivoire en diffère essentiellement par les hamuli à encoche nette et profonde et par les dimensions plus petites du corps, des œufs et des hamuli.

Selon Perret (communication orale), nous aurions affaire à des *Hylarana albolabris* en voie de subspéciation. Comme les Polystomes paraissent très spécifiques, du moins en Afrique (MAEDER, EUZET et COMBES, 1970), il n'est donc pas surprenant de trouver une espèce nouvelle dans la vessie de ces Grenouilles. Nous proposons de la nommer *Polystoma perreti* n. sp.

Il faut remarquer que cette évolution est rapide, ce qui implique deux hypothèses: ou bien, contrairement à ce qui a été dit jusqu'à ce jour, le parasite évolue-

rait plus vite que l'hôte; ou bien, ce qui est plus probable, les caractères spécifiques du *Polystome* résulteraient d'un isolement de la sous-espèce.

Biologie de l'hôte et épidémiologie

Hylarana albolabris est une espèce plus ou moins arboricole, vivant en forêt, à proximité de l'eau. Sur 37 animaux examinés (27 mâles, 9 femelles et 1 juvénile), 3 (2 mâles et 1 juvénile) présentaient des *Polystomes* dans leur vessie. Le nombre de parasites par vessie est faible (2, 3, 2).

Les formes néoténiques seront traitées dans le chapitre suivant.

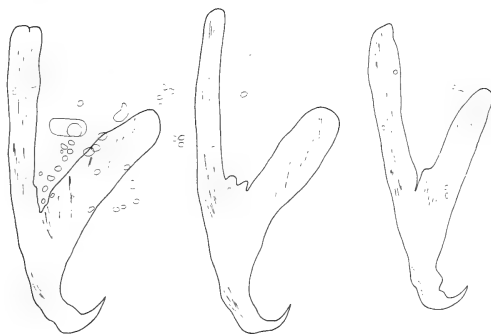


FIG. 3.

Polystoma perreti n. sp. de *Hylarana albolabris*. Morphologie des hamuli.

Polystoma mangeloti Gallien, 1957 (fig. 2)

Hôte: *Ptychadena superciliaris* (Günther)

Habitat: vessie urinaire

Localités: Adiopodoumé, Anguédédou (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 2 individus adultes et 2 jeunes colorés et montés in toto.

Les exemplaires adultes mesurent de 4 à 5 mm de longueur totale. La largeur au niveau des vagins varie de 0,84 à 1,32 mm et la largeur maximale du corps, en avant du hapter, de 1,37 à 1,84 mm. Le hapter, toujours plus large que le corps (1,5 à 1,8 mm) mesure de 1,07 à 1,38 mm de longueur. Les ventouses de la paire postérieure sont légèrement plus petites (300 à 400 μ sur 300 à 345 μ) que celles des 2 paires antérieures (310 à 450 μ sur 300 à 450 μ). Les hamuli présentent une encoche nette; ils mesurent de 400 à 500 μ (fig. 4). Nous n'avons pu observer

les crochets larvaires que chez un individu: les crochets postérieurs ont environ $35\ \mu$ de longueur et les postéro-latéraux, $17\ \mu$. Le développement de l'intestin ne nous a pas permis de voir les trois paires de crochets larvaires antérieurs.

L'entonnoir buccal mesure $170\ \mu$ sur 290 à $345\ \mu$ et le pharynx, piriforme, $185\ \mu$ sur 150 à $185\ \mu$. Les branches de l'appareil digestif présentent des caecums latéraux et axiaux ramifiés, formant 1 ou 2 anastomoses transverses préhaptoriales ainsi qu'une importante anastomose au niveau du hapter.



FIG. 4.

Polystoma manganoti Gallien, 1957 de *Ptychadena superciliaris*. Morphologie des hamuli.

Le système génital ne montre aucune particularité anatomique; le cirre est armé de 8 ou 9 épines. Un individu ne présente pas d'œuf dans l'utérus, l'autre un, mesurant 190 sur $128\ \mu$.

La vessie d'une jeune *Ptychadena superciliaris* était parasitée par deux petits Polystomes. Ces individus mesurent respectivement 2 et $2,2\ \text{mm}$ de longueur totale, la largeur étant d'environ $1\ \text{mm}$. Le hapter, plus large que le corps ($1,2$ à $1,3\ \text{mm}$) a une longueur de $0,8$ à $0,9\ \text{mm}$ et représente plus du tiers des animaux entiers. Les ventouses, sensiblement égales, ont de 265 à $300\ \mu$ sur 240 à $310\ \mu$. Les hamuli en formation n'ont ni manche ni garde nets et mesurent de 380 à $390\ \mu$. La longueur des crochets larvaires postérieurs varie de 35 à $38\ \mu$. Nous n'avons pu observer les autres crochets larvaires en raison du développement de l'intestin.

L'appareil digestif présente des caecums latéraux et axiaux avec 3 et 4 anastomoses transverses préhaptoriales.

L'appareil mâle est formé: nous avons compté 7 à 8 épines au niveau du pore génital. L'ovaire et l'utérus sont ébauchés.

Ces deux jeunes *Polystomes* répondent à la description qu'ont faite MAEDER, EUZET et COMBES (1970) de matériel provenant du Libéria et peuvent être identifiés comme de jeunes *P. manganoti*.

Discussion

Ce *Polystome* répond à la description faite par MAEDER, EUZET et COMBES (1970) de matériel provenant du Libéria et de Côte d'Ivoire. Nous avons compté une ou deux anastomoses digestives préhaptoriales. Signalons que GALLIEN (1957) avait distingué cette espèce de *P. integerrimum* (Fröhlich, 1791) et de *P. africanum* Szidat, 1932 d'après le nombre (deux) d'anastomoses digestives préhaptoriales. La taille et la morphologie des hamuli sont très semblables.

Polystoma vaucheri n. sp. (fig. 5)

Hôte: *Ptychadena superciliaris* (Günther)

Habitat: vessie urinaire

Localités: Adiopodoumé, Anguédédou (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 3 adultes colorés et montés in toto.

Chez nos individus, la longueur totale varie de 5 à 6,5 mm, la largeur au niveau des vagins, de 1,56 à 1,95 mm et la largeur maximale, en avant du haptur, de 2 à 2,54 mm. Le haptur, plus large que le corps (2,1 à 2,67 mm) a une longueur de 1,52 à 1,75 mm. Les ventouses de la paire postérieure sont sensiblement plus petites (400 à 495 μ sur 390 à 495 μ) que celles des 2 paires antérieures (437 à 600 μ sur 460 à 575 μ). Les hamuli, qui mesurent de 520 à 590 μ ont une large et profonde encoche séparant le manche, long et robuste, de la puissante garde. L'oncosité dorsale de la lame est très développée (fig. 7). Les seuls crochets larvaires que nous ayons pu observer sont les crochets postérieurs, qui mesurent de 40 à 46 μ .

L'entonnoir buccal a une largeur de 400 à 460 μ . Le pharynx, piriforme, qui y fait suite mesure de 230 à 290 μ sur 230 μ . Les branches de l'appareil digestif présentent des caecums latéraux et axiaux ramifiés et très dentelés. Elles s'unissent à la partie postérieure pour former une anastomose haptoriale; 2 individus présentent 2 anastomoses transverses préhaptoriales, le troisième en possède 3.

L'appareil reproducteur ne présente pas de différences importantes avec celui de *P. integerrimum*. Le cirre est armé de 7 à 8 épines de 40 μ environ. Nous avons observé le canal génito-intestinal. Nos individus ont respectivement 4, 6 et 8 œufs dans l'utérus, mesurant de 195 à 244 μ (moyenne 214 μ) sur 80 à 115 μ (moyenne 97 μ).

Discussion

Cette espèce se différencie des autres *Polystomes* décrits jusqu'à ce jour par la forme très dentelée de l'intestin, les grands crochets à manche et garde puissants séparés par une large et profonde encoche. Ces caractères nous permettent de la

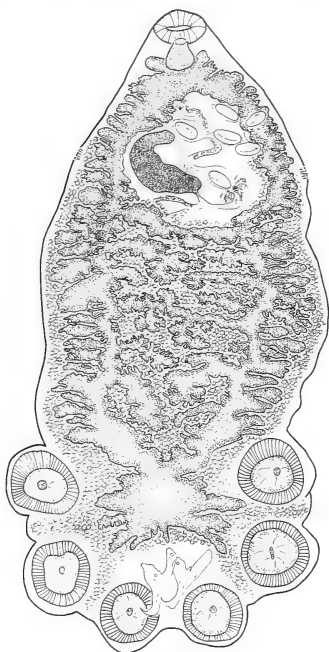


FIG. 5.

Polystoma vaucheri n. sp.
de *Ptychadena superciliaris*.

Vue ventrale; le testicule et les vitellogènes ventraux ne sont pas représentés.

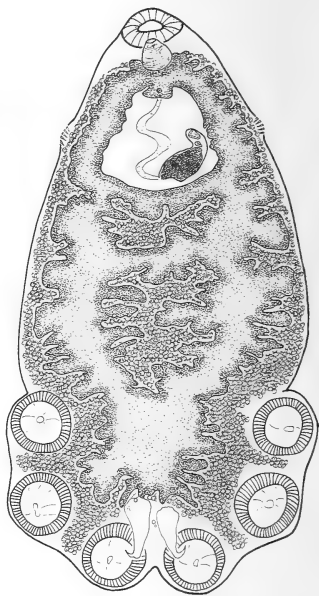


FIG. 6.

Polystoma dorsalis Maeder, Euzet
et Combes, 1970 de *Afraxalus d. dorsalis*.

Vue ventrale; le testicule et les vitellogènes ventraux ne sont pas représentés.

considérer comme une espèce distincte que nous proposons de nommer *Polystoma vaucheri* n. sp.

L'hypothèse émise dans un travail antérieur (MAEDER, EUZET et COMBES, 1970), selon laquelle il y aurait un *Polystome* par hôte se voit remise en question puisque *Ptychadena superciliaris* héberge, dans une même localité, soit *P. manganoti*, soit *P. vaucheri* n. sp.

Il faudrait obtenir les larves de *P. mangeloti* et de *P. vaucheri* et faire des essais d'infestation sur des têtards de *Ptychadena superciliaris*. Nous saurions alors s'il s'agit de 2 espèces physiologiquement différentes ou si les larves se développent indifféremment sur n'importe lequel des 2 têtards.

De plus, il serait intéressant de voir si *P. vaucheri* est capable de parasiter une autre Grenouille voisine de *Ptychadena superciliaris*.



FIG. 7.

Polystoma vaucheri n. sp. de *Ptychadena superciliaris*. Morphologie des hamuli.

Biologie de l'hôte et épidémiologie

Ptychadena superciliaris est une espèce forestière commune dans l'ouest africain. Sur 107 Grenouilles disséquées (42 mâles, 42 femelles et 23 juvéniles), 4 (2 mâles, 1 femelle et 1 juvénile) hébergeaient *Polystoma mangeloti* dans leur vessie; le nombre de parasites par vessie est toujours faible (1, 1, 2). En outre, 2 autres femelles étaient parasitées par *Polystoma vaucheri* n. sp. Il y a un ou deux Polystomes par vessie.

Remarque : trois autres *Ptychadena superciliaris* juvéniles hébergeaient 1 ou 2 très jeunes Polystomes mesurant de 0,45 à 0,8 mm et ne possédant que des ébauches de hamuli. Il est impossible de les rattacher à l'une ou l'autre espèce parasitant cette Grenouille.

Polystoma dorsalis Maeder, Euzet et Combes, 1970

Hôte: *Afrixalus dorsalis dorsalis* (Peters)

Habitat: vessie urinaire

Localités: Adiopodoumé, Anguédédou (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 12 individus colorés et montés in toto.

Nous reprenons d'abord la description que nous avons faite de ce parasite trouvé chez *Afrixalus dorsalis dorsalis* au Libéria (MAEDER, EUZET et COMBES, 1970). Ceci nous permettra de comparer les individus de ces deux pays limitrophes.

Description

a. au Libéria:

Les individus sont légèrement aplatis; la longueur totale du corps varie de 4 à 5,5 mm, la largeur au niveau des vagins de 1 à 1,5 mm et la largeur maximale de 1,3 à 1,9 mm. Le haptéur, plus large que le corps (2 mm) est relativement court (1 mm); il représente le quart de la longueur totale. Les ventouses, sub-circulaires, sensiblement égales, ont de 350 à 450 μ de diamètre. Les hamuli, toujours difficilement visibles à cause de l'importance de la musculature à leur niveau et du développement de l'anastomose digestive, ont une morphologie excessivement variable. Ils n'ont en général pas de garde et de manche nets. La base, élargie et tourmentée, se prolonge par une lame étroite terminée par un crochet très recourbé. L'oncosité dorsale est souvent bien développée. Ces hamuli mesurent de 250 à 350 μ de longueur (moyenne 310 μ). Nous n'avons pas observé les crochets larvaires postérieurs et antérieurs. La ventouse buccale mesure 300 μ environ de largeur. Le pharynx, piriforme, a 220 μ de diamètre. Le système digestif présente 2 branches pourvues de caecums latéraux et axiaux très ramifiés. Il reste une ou deux anastomoses transverses préhaptorales.

Le système génital est du type *Polystoma*. Nous avons compté au pore génital mâle 8 à 9 épines de 30 μ environ de longueur. Il y a toujours un œuf dans l'utérus qui mesure en moyenne 240 sur 140 μ .

b. en Côte d'Ivoire:

Nos animaux mesurent de 1,7 à 2,7 mm de longueur totale (fig. 6). La largeur au niveau des vagins varie de 0,65 à 0,92 mm et la largeur maximale, en avant du haptéur, de 0,83 à 1,3 mm. Le haptéur, plus large que le corps (0,98 à 1,48 mm) est relativement long (0,74 à 0,92 mm). Les ventouses, sensiblement égales, ont de 230 à 310 μ de diamètre. Les hamuli n'ont ni manche ni garde nets; la base se prolonge par une lame étroite et un crochet très recourbé. L'oncosité dorsale est bien développée. Ces hamuli ont une longueur de 255 à 280 μ (fig. 8). Les

crochets larvaires postérieurs mesurent de 40 à 42 μ , les postéro-latéraux, de 23 à 24 μ , les crochets latéraux des paires I à V, de 18 à 23 μ et les crochets latéraux de la paire VI, de 37 à 38 μ .

La ventouse buccale a une largeur de 160 à 185 μ . Le pharynx, piriforme, mesure de 143 à 183 μ sur 140 à 150 μ . Le système digestif présente 2 branches pourvues de caecums latéraux et axiaux ramifiés formant 1 ou 2 anastomoses transverses préhaptoriales.

L'ovaire est développé mais tous nos individus sont immatures. Le cirre est armé de 8 épines.



FIG. 8.

Polystoma dorsalis Maeder, Euzet & Combes, 1970 de *Afrixalus d. dorsalis*.
Morphologie des hamuli.

Discussion

Les dimensions données ci-dessus sont toujours inférieures à celles figurant dans notre précédent travail; les caecums digestifs ne sont pas aussi ramifiés. Ceci est assez logique puisque nos individus sont encore jeunes. Cependant, la forme générale du corps, les proportions corps/hapteur et la morphologie des hamuli correspondent tout à fait. Nous considérons ce parasite comme la forme jeune de *P. dorsalis*.

Nous pensions (MAEDER, EUZET et COMBES, 1970) que *Afrixalus d. dorsalis* n'hébergeait pas ce Polystome en Côte d'Ivoire, puisque les 74 individus disséqués jusqu'à ce jour étaient tous indemnes. Il faut remarquer que les 8 individus parasités rencontrés étaient tous jeunes; ceci nous permet de penser à un phénomène d'élimination des Polystomes comme l'avait déjà observé TINSLEY. Nous décrivons la larve néoténique de *P. dorsalis* dans le chapitre suivant.

Biologie de l'hôte et épidémiologie

Afrixalus dorsalis dorsalis est une espèce forestière, vivant sur les herbes, à proximité de l'eau. Sur 42 animaux disséqués (23 mâles, 4 femelles et 15 juvéniles), 8 juvéniles hébergeaient 1, 2, 3, 4 et 5 petits *Polystomes*.

Polystoma ragnari Maeder, Euzet et Combes, 1970

Hôte: *Phrynobatrachus alleni* Parker

Habitat: vessie urinaire

Localités: Yapo, Bolo (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 4 individus colorés et montés in toto.

Les spécimens étudiés mesurent de 3,5 à 4 mm de longueur. La largeur, au niveau des vagins, varie de 0,8 à 0,9 mm et, en avant du hapter, de 1,2 à 1,5 mm. Le corps est élancé. Le hapter, qui représente le tiers de l'animal, a de 0,9 à 1,3 mm de longueur et de 1,4 à 1,7 mm de largeur. Les ventouses sont légèrement inégales, leur diamètre varie de 330 μ , pour la paire postérieure, à 420 μ pour les antérieures. Les hamuli mesurent de 360 à 400 μ de longueur totale. Le manche, long et étroit, est séparé de la garde, plus courte et plus robuste, par une profonde encoche. La lame est longue, courbée, l'oncosité dorsale à peine marquée. Les crochets postérieurs ont de 25 à 30 μ de longueur, le manche (13 à 15 μ) est étroit, la garde massive, la lame très incurvée. Les crochets postéro-latéraux mesurent 15 μ de longueur. Ils paraissent avoir la même taille que les crochets latéraux antérieurs (IV et V). Nous avons observé un seul crochet antérieur (VI). Il a 25 μ de longueur et une morphologie identique au postérieur.

La ventouse buccale a de 250 à 300 μ de largeur. Le pharynx, piriforme, mesure de 150 à 200 μ de diamètre. Le système digestif est formé de deux branches présentant de nombreux caecums latéraux et axiaux ramifiés. Les deux branches, unies au niveau du hapter, y forment une très importante anastomose. Les caecums axiaux se réunissent pour donner chez deux individus une anastomose et chez un individu trois anastomoses transverses en réseau. L'intestin est invisible chez le quatrième individu.

Le système génital est du type *Polystoma*. Le cirre présente de 6 à 8 épines qui ont 30 μ environ de longueur. Un individu n'a pas d'œuf dans l'utérus, deux en ont deux, le dernier en a trois. Ces œufs utérins mesurent de 165 à 190 μ de longueur et de 75 à 100 μ de largeur.

Discussion

La morphologie des hamuli, qui présentent une forte encoche, rapproche ce parasite de *P. manganoti* Gallien, 1957 et de *P. prudhoei* Saoud, 1967.

Cependant la taille nettement différente de ses crochets permet de considérer ce Monogène comme une espèce distincte.

Biologie de l'hôte et épidémiologie

Phrynobatrachus alleni est assez abondant dans le milieu forestier. Nous l'avons récolté dans les forêts de Yapo et Bolo. Sur 50 individus disséqués (34 mâles, 15 femelles et 1 juvénile) trois (2 mâles et 1 femelle) étaient parasités. Un *Phrynobatrachus* présentait deux Polystomes, les deux autres n'en avaient qu'un seul.

La forme néoténique et la larve à croissance lente sont encore inconnues.

Polystoma baeri Maeder, Euzet et Combes, 1970

Hôte: *Ptychadena maccarthysensis* (Anderson)

Habitat: vessie urinaire

Localité: Lamto (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 4 adultes et 3 formes jeunes colorés et montés in toto.

Les exemplaires adultes mesurent de 3,2 à 4,4 mm de longueur totale. La largeur, au niveau des vagins, varie de 0,7 à 0,9 mm, la largeur maximale du corps, en avant du haptur, de 1 à 1,5 mm. Le haptur, toujours plus large que le corps (1,5 à 1,7 mm), mesure de 1,1 à 1,6 mm de longueur et représente le tiers de l'animal. Les 3 paires de ventouses ont un diamètre sensiblement égal (280 à 400 μ). Les hamuli, qui mesurent de 330 à 420 μ de longueur, ne présentent que l'ébauche d'un manche et d'une garde. L'oncosité dorsale de la lame est développée. Les crochets postérieurs (35 à 40 μ) ont un manche un peu plus long que la lame et une petite garde. Les crochets postéro-latéraux mesurent 15 μ et paraissent avoir un manche plus court que la lame. Les crochets latéraux IV et V sont semblables aux postéro-latéraux; les crochets latéraux VI (35 à 37 μ) sont bien visibles et ont sensiblement la même taille que les postérieurs.

L'entonnoir buccal mesure 300 μ de largeur. Le pharynx, piriforme, qui lui fait suite a de 140 à 180 μ de diamètre. Les branches de l'appareil digestif ont des caecums latéraux et axiaux ramifiés. L'anastomose haptoriale est bien marquée. Sur les 4 individus étudiés, un ne présente pas d'anastomose transverse pré-haptoriale, un autre a une anastomose et deux ont 3 anastomoses. Une anastomose de l'un de ces derniers est directement post-ovarienne.

L'appareil reproducteur ne présente pas de différences importantes avec celui de *P. integerrimum*. Le cirre est armé de 8 épines légèrement recourbées vers l'extérieur et mesurant 35 μ de longueur environ. L'utérus des individus examinés ne contenait pas d'œuf.

Chez les 3 formes jeunes, qui ont respectivement 2,0, 2,2 et 2,7 mm de longueur totale, la largeur au niveau des vagins est égale à 0,5 mm, la largeur maximale, en avant du haptéur, à 0,7 mm, tandis que le haptéur varie de 0,9 à 1 mm de longueur et de 1,1 à 1,4 mm de largeur. L'importance relative du haptéur, qui représente plus du tiers de la longueur totale, est à souligner. Les hamuli de ces jeunes n'ont pas d'encoche et ont déjà atteint une taille (330 à 350 μ) voisine de celle des hamuli de l'adulte. Les anastomoses digestives préhaptoriales sont au nombre de 0, 1 et 3.

L'appareil génital mâle est bien développé. L'ovaire est à peine ébauché mais l'utérus est déjà formé.

Discussion

Cette espèce peut être rapprochée par la morphologie des hamuli de *P. ivindoi* (EUZET, COMBES et KNOEPFFLER, 1966). Comme chez ce parasite, le nombre d'anastomoses digestives préhaptoriales est extrêmement variable (0 à 3). Mais l'hôte différent, l'importance relative du haptéur par rapport au corps et la taille nettement supérieure des hamuli permettent de la considérer comme une espèce distincte.

La larve néoténique et la larve à croissance lente sont encore inconnues.

B. Stades larvaires et individus néoténiques

Contrairement au nombre de Polystomes adultes trouvés, les larves néoténiques sont abondantes sur les branchies des têtards de plusieurs espèces d'Amphibiens. (Nous l'avions déjà constaté lors de notre précédent séjour en 1967.) Parmi les 1115 têtards, appartenant à 9 espèces différentes, que nous avons examinés, 191, se répartissant en 5 espèces, étaient parasités. Les larves à croissance lente sont beaucoup plus rares: nous ne les avons trouvées que chez les têtards de *Ptychadena aequiplicata* (Werner) et de *Dicroglossus occipitalis* (Günther). Nous sommes donc amenée à décrire les larves à croissance lente de ces deux espèces ainsi que les néoténiques trouvés sur les branchies des têtards de *Hylarana albolabris* (Hallowell), *Ptychadena aequiplicata* (Werner), *Leptopelis hyloides* (Boulenger), *Afraxalus dorsalis dorsalis* (Peters) et de *Dicroglossus occipitalis* (Günther). Nous avons aussi obtenu les larves gyrodactyloïdes II issues des œufs des néoténiques chez *Ptychadena aequiplicata*, *Leptopelis hyloides* et *Afraxalus d. dorsalis*.

Hylarana albolabris (Hallowell)

Nous avons examiné 292 têtards dont 31 étaient porteurs de parasites. Parmi ceux-ci, 21 têtards ont été mis en élevage dans l'espoir d'obtenir la forme vésicale

à la métamorphose de ces derniers. Cette expérience n'a pas abouti, puisque nous n'avons trouvé aucune trace de parasite lors de la dissection des jeunes Grenouilles. Ceci nous permet de penser que nous n'avions élevé que des têtards parasités par des néoténiques.

Quelques têtards ont été isolés dans le but de récolter les œufs pondus par leur néoténique. Nous n'avons jamais compté plus de 5 œufs par jour; de rares œufs ont éclôt; nous avons utilisé les larves gyrodactyloïdes lors des infestations expérimentales.

Le solde des têtards parasités a été disséqué et a fourni des larves néoténiques, pour la plupart jeunes. Il n'y a qu'un parasite par têtard.

Larve néoténique (fig. 9)

Hôte: têtard

Habitat: branchies

Localité: Anguédédou (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 10 exemplaires colorés et montés in toto.

Nos exemplaires mesurent de 1 à 3,8 mm de longueur totale. La largeur, au niveau de l'ovaire, varie de 0,23 à 0,75 mm et la largeur maximale, en avant du hapter, de 0,23 à 1,11 mm. Le hapter, plus large que le corps (0,48 à 1,32 mm) mesure de 0,36 à 0,78 mm de longueur. Les ventouses sont portées par un pédoncule; celles de la paire antérieure sont légèrement plus petites (103 à 240 μ sur 80 à 218 μ) que celles des deux paires postérieures (115 à 300 μ sur 115 à 250 μ). Il n'y a pas d'ébauche visible des hamuli. Les dimensions des crochets larvaires sont les suivantes: 34 à 35 μ pour les crochets postérieurs, 19 à 20 μ pour les postéro-latéraux, 18 à 23 μ pour les crochets latéraux des paires I à V et 41 à 42 μ pour les crochets latéraux de la paire VI.

L'entonnoir buccal mesure de 160 à 287 μ de largeur; le pharynx, énorme, a un diamètre de 185 à 300 μ . Les branches de l'appareil digestif présentent des caecums latéraux et axiaux ramifiés. Elles s'unissent à la partie postérieure pour former une importante anastomose au niveau du hapter. Il y a de 0 à 4 anastomoses transverses préhaptorales qu'il est difficile de compter exactement.

L'appareil reproducteur est semblable à celui des néoténiques européens. Le cirre est armé de 7 à 8 épines mesurant chacune 22 à 23 μ . L'utérus, court, contient 1 œuf mesurant de 172 à 207 μ sur 126 à 150 μ (chez trois individus seulement).

Sur les branchies de deux têtards, se trouvaient deux tout jeunes néoténiques mesurant respectivement 0,47 et 0,82 mm. La largeur maximale est de 0,16 et 0,33 mm. Le plus petit des 2 individus n'a que 2 paires de ventouses. Il n'y a pas trace de hamuli. Les branches intestinales sont peu ramifiées et ne présentent qu'une anastomose haptoriale.

Discussion

Il est probable que cette larve soit la forme néoténique de *P. perreti* n. sp. Nous ne pourrions l'affirmer qu'après l'étude du cycle complet de ce Polystome.

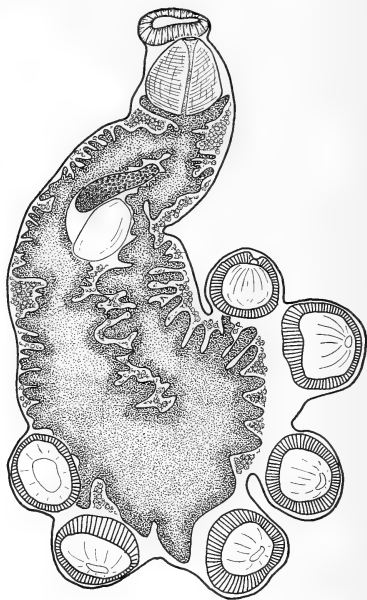


FIG. 9.

Néoténique de *Polystoma perreti* n. sp. chez le têtard de *Hylarana albolabris*. Vue ventrale.

Ptychadena aequiplicata (Werner)

299 têtards ont été examinés en vue de la recherche de formes néoténiques. Nous avons trouvé 79 têtards porteurs de néoténiques. Un têtard et un seul était parasité par 1 larve à croissance lente.

Le nombre de néoténiques par têtard est toujours faible (fig. 10): 66 têtards étaient parasités par 1 Polystome, 9 par 2 Polystomes, 2 par 3 Polystomes et 2 par 4 Polystomes. A l'exception de 2 cas, les Polystomes étaient tous fixés du côté gauche du têtard, donc du côté du spiracle.

10 têtards parasités par des néoténiques ont été gardés en élevage: nous avons ainsi pu compter chaque matin le nombre d'œufs pondus par les néoténiques; un néoténique peut pondre de 1 à 25 œufs par 24 heures (fig. 11).

a. *Larve gyrodactyloïde II*

La larve, qui éclôt après 9 à 11 jours d'incubation à 25° C, mesure environ 200 μ sur 80 μ . Elle ressemble beaucoup à celle de *P. integerrimum* quant à la disposition des cellules ciliées et la topographie des sensilles. Les dimensions des crochets larvaires sont cependant supérieures.

— *Armature du haptreur*: (fig. 12)

Le haptreur porte 16 crochets larvaires. Les hamuli ne sont pas encore ébauchés. Les crochets larvaires ont les dimensions suivantes:

- crochets postérieurs: 43 à 44 μ
- crochets postéro-latéraux: 23 à 24 μ
- crochets latéraux des paires I à V: 17 à 24 μ
- crochets latéraux de la paire VI: 39 à 40 μ

— *Cellules ciliées*: (fig. 13)

Nous utilisons la classification en 5 groupes proposée par COMBES (1968) pour la disposition des cellules ciliées.

- A. Groupe apical: une cellule, médiane, impaire
- B. Groupe céphalique: 2 \times 12 cellules, dorsales et ventrales
- C. Groupe médio-antérieur: 2 \times 3 cellules, toutes ventrales
- D. Groupe médio-postérieur: 2 \times 6 cellules, dorsales et ventrales
- E. Groupe haptorial: 2 \times 6 cellules, toutes dorsales

Nous constatons que cette disposition est identique à celle de *P. integerrimum* et des autres Polystomes européens.

— *Topographie des sensilles*: (fig. 13)

Comme COMBES (1968), nous avons étudié les sensilles à l'aide de la méthode de GINETSINSKAYA et DOBROVOLSKI (1963). Ici encore, nous nous servons du groupage préconisé par COMBES (1968).

a *Face ventrale*:

- groupe péri-buccal de n sensilles dont quelques-unes débordent sur la face dorsale
- groupe antérolatéral de 2 \times 2 sensilles
- groupe médian de 2 \times 3 sensilles
- groupe postérolatéral de 2 \times 2 sensilles
- groupe haptorial de 2 \times 4 sensilles

b Face dorsale:

- groupe interoculaire de 2×6 sensilles
- groupe paraoculaire de 2×4 sensilles
- groupe dorsolatéral de 2×3 sensilles
- groupe postérieur dorsal de 2×2 sensilles
- groupe dorsophaptorial de 2×2 sensilles

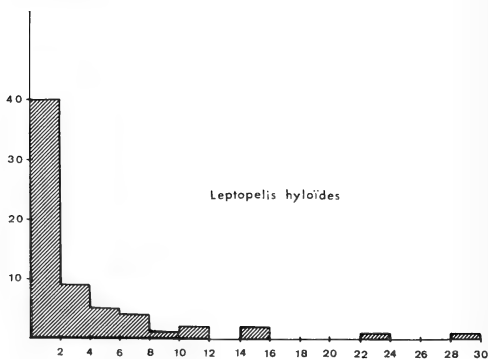
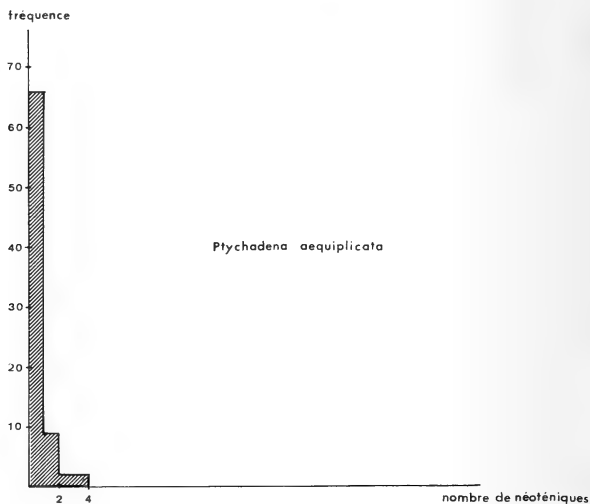


FIG. 10.

Nombre de néoténiques par têtard de *Ptychadena aequiplicata* et de *Leptopelis hyloides*.

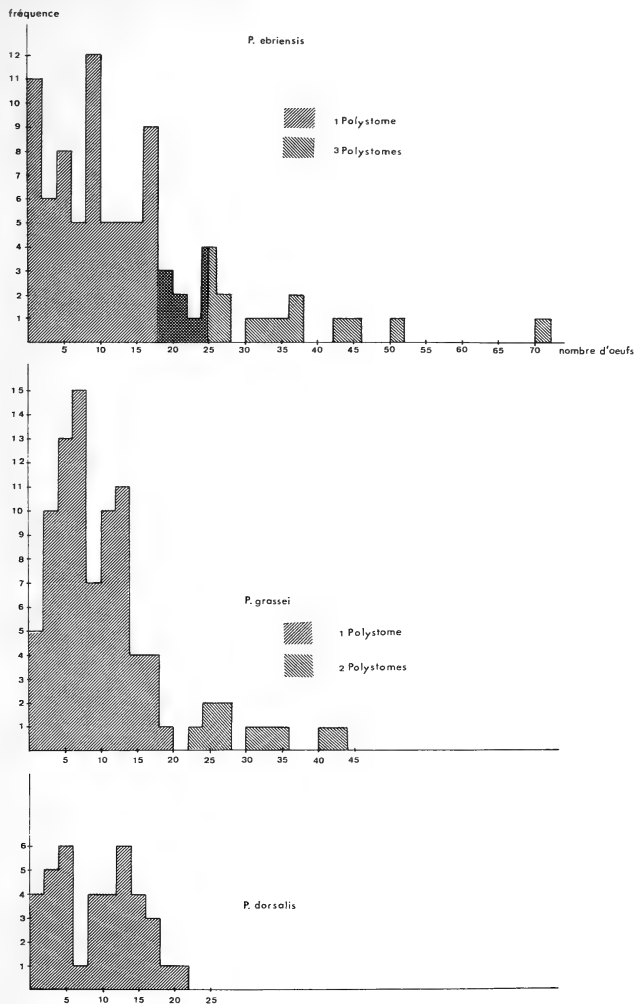


FIG. 11.

Nombre d'œufs pondus en 24 heures par les néoténiques de *Polystoma e briensis* n. sp., de *Polystoma grassei* Euzet, Combes & Knoepfler, 1966 et de *Polystoma dorsalis* Maeder, Euzet & Combes, 1970.

On voit que la disposition des sensilles est très proche de celle des Polystomes européens (voir COMBES, 1968, p. 107) mais qu'ici s'ajoute un groupe de 2×2 sensilles, le groupe postérieur dorsal.

b. *Larve à croissance lente*

Nous ne pouvons observer que les crochets en raison de la mauvaise fixation de la larve à croissance lente. Ils ont les dimensions suivantes :

- crochets postérieurs: 26 à 27 μ
- crochets postéro-latéraux: 18 μ
- crochets latéraux des paires I à V: 20 à 23 μ
- crochets latéraux de la paire VI: 23 à 25 μ

Les ébauches des hamuli apparaissent et mesurent de 36 à 37 μ .

c. *Larve néoténique* (fig. 14)

Hôte: têtard

Habitat: branchies

Localité: Route d'Abadjin-Kouté (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 18 individus colorés et montés in toto.

Chez nos individus, la longueur varie de 1,3 à 4 mm, la largeur au niveau de l'ovaire de 0,4 à 0,95 mm et la largeur maximale, en arrière de l'ovaire, de 0,5 à 1,17 mm. Le haptéur, un peu moins large que le corps (0,4 à 1 mm) est très court (0,28 à 0,96 mm). Les ventouses, sensiblement égales, mesurent de 103 à 265 μ sur 80 à 240 μ . Les hamuli sont réduits à des stylets de 9 à 14 μ . On remarque que l'évolution des hamuli de la larve néoténique est différente de celle de la larve à croissance lente où ils atteignent déjà 36 à 37 μ . Les crochets larvaires postérieurs ont de 40 à 44 μ de longueur avec une lame sensiblement égale au manche et une garde bien développée. Les crochets postéro-latéraux mesurent environ 22 μ , les crochets latéraux I à V, de 17,5 à 22 μ . Les latéraux VI, semblables aux postérieurs, sont cependant plus petits (37 à 40 μ). L'entonnoir buccal a une largeur de 125 à 355 μ . Le pharynx, volumineux, mesure de 135 à 241 μ sur 155 à 280 μ . Les branches de l'appareil digestif présentent des caecums latéraux et axiaux très ramifiés formant 0, 1 ou plusieurs anastomoses (parfois jusqu'à 7 ou 8) transverses préhaptoriales. Nombreux sont les caecums qui se rencontrent; il est donc difficile de savoir s'il y a anastomose ou pas. L'appareil génital ne montre pas de particularités anatomiques par rapport à celui des néoténiques décrits en Europe. Le cirre est armé de 7 à 8 épines de 24 μ environ. Nous n'avons jamais observé plus d'un œuf à la fois dans l'utérus; celui-ci mesure de 150 à 210 μ (moyenne 175 μ) sur 95 à 145 μ (moyenne 118 μ).

Discussion

Il est intéressant de voir que nous avons trouvé ici la forme néoténique d'un *Polystome* encore inconnu. Ceci pose un problème écologique: où sont les Grenouilles adultes dont les têtards sont si abondants? Ces *Ptychadena aequiplicata* se réfugient-elles profondément dans la forêt après la ponte?

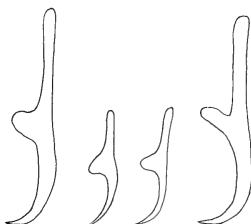
Nous proposons de nommer cette larve *Polystoma ebriensis* n. sp. en attendant de trouver la forme vésicale.

FIG. 12.

1

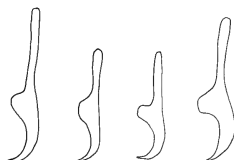
Crochet des larves gyroductyloïdes II:

1. chez *Polystoma ebriensis* n. sp.



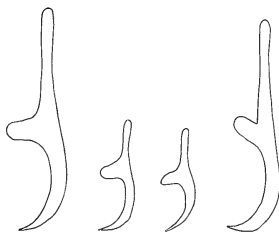
2

2. chez *Polystoma grassei* Euzet,
Combes & Knoepffler, 1966



3

3. chez *Polystoma dorsalis* Maeder,
Euzet & Combes, 1970



de gauche à droite: crochet postérieur, crochet postéro-latéral, un des crochets latéraux I à V, crochet latéral VI.

Leptopelis hyloides (Boulenger)

Sur 168 têtards examinés, 82 étaient parasités par des larves néoténiques. L'infestation est importante: nous avons compté 3, 6, 8, 12, 15 voire 29 Polystomes fixés sur les branchies d'un têtard (fig. 10). Les néoténiques sont souvent tous localisés du côté du spiracle; mais quand le nombre de larves est élevé, on en trouve des 2 côtés. Nous avons mis en élevage 10 têtards parasités dans le but de récolter les œufs des néoténiques. Chaque larve pond de 1 à 20 œufs par 24 heures (fig. 11).

a. *Larve gyroductyloïde II*

Elle éclôt après 12 à 14 jours d'incubation à 25° C et mesure 240 sur 100 μ . La disposition des cellules ciliées et la topographie des sensilles sont tout à fait identiques à celles de *P. integerrimum*. Les crochets larvaires sont un peu plus grands.

— *Armature du haptteur*: (fig. 12)

Le haptteur porte 16 crochets larvaires. Les hamuli sont ébauchés et représentés par 2 griffes. Les crochets larvaires ont les dimensions suivantes:

- crochets postérieurs: 30 à 31 μ
- crochets postéro-latéraux: 22 à 23 μ
- crochets latéraux des paires I à V: 19 à 22 μ
- crochets latéraux de la paire VI: 27 à 28 μ

Les ébauches des hamuli mesurent environ 15 μ .

Cette larve se distingue de celle de *P. ebriensis* n. sp. par la présence des ébauches des hamuli.

— *Cellules ciliées*: (fig. 13)

- A. Groupe apical: une cellule, médiane, impaire
- B. Groupe céphalique: 2 \times 12 cellules, dorsales et ventrales
- C. Groupe médio-antérieur: 2 \times 3 cellules, toutes ventrales
- D. Groupe médio-postérieur: 2 \times 6 cellules, dorsales et ventrales
- E. Groupe haptorial: 2 \times 6 cellules, toutes dorsales

— *Topographie des sensilles*: (fig. 13)

a Face ventrale:

- groupe péri-buccal de n sensilles dont quelques-unes débordent sur la face dorsale
- groupe antérolatéral de 2 \times 2 sensilles

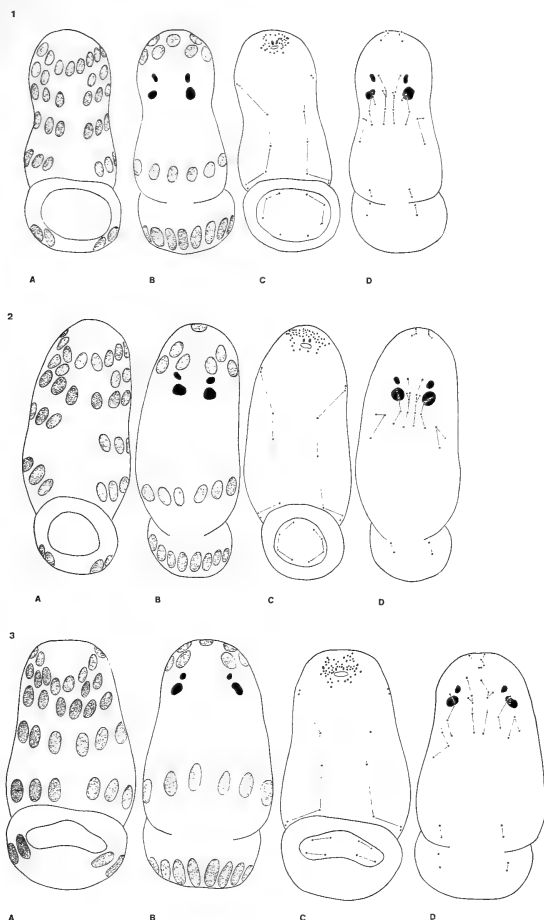


FIG. 13.

Larves gyrodactyloïdes II de Polystomes:

1. *P. ebriensis* n. sp.
2. *P. grassei* Euzet, Combes & Knoepfler, 1966
3. *P. dorsalis* Maeder, Euzet & Combes, 1970

Pour chaque espèce:

- | | |
|--|-----------------------------------|
| A. Cellules ciliées de la face ventrale; | C. Sensilles de la face ventrale; |
| B. Cellules ciliées de la face dorsale; | D. Sensilles de la face dorsale. |

- groupe médian de 2×3 sensilles
- groupe haptorial de 2×2 sensilles

b Face dorsale:

- groupe interoculaire de 2×6 sensilles
- groupe paraoculaire de 2×4 sensilles
- groupe dorsolatéral de 2×3 sensilles
- groupe dorsohaptorial de 2×2 sensilles

b. *Larve néoténique* (fig. 15)

Hôte: têtard

Habitat: branchies

Localités: Route Abadjin-Kouté, Anguédédou (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 15 individus colorés et montés in toto.

Les spécimens étudiés mesurent de 0,8 à 2,8 mm de longueur totale. La largeur au niveau de l'ovaire varie de 0,25 à 0,97 mm et la largeur maximale, en avant du haptéur, de 0,26 à 1,26 mm. Le haptéur, moins large que le corps (0,25 à 0,73 mm) est très court (0,17 à 0,40 mm). Les ventouses mesurent de 70 à 160 μ sur 70 à 160 μ . Les hamuli ne sont encore que des stylets de 18 à 34 μ . Les crochets larvaires postérieurs mesurent de 30 à 32 μ , les crochets postéro-latéraux de 22 à 23 μ , les crochets latéraux des paires I à V, de 19 à 23 μ et les crochets latéraux de la paire VI, de 23 à 26 μ .

L'entonnoir buccal a une largeur de 155 à 352 μ . Le pharynx, sphérique, mesure de 110 à 260 μ sur 140 à 290 μ . Le système digestif présente 2 branches pourvues de caecums latéraux et axiaux très ramifiés. Il y a de 0 à plusieurs anastomoses transverses préhaptoriales; le nombre, ici aussi, est difficile à évaluer.

L'appareil reproducteur n'est pas différent de celui des néoténiques européens. L'utérus, court, contient 1 seul œuf de 170 à 215 μ (moyenne 188 μ) sur 103 à 136 μ (moyenne 119 μ).

Discussion

D'après les infestations expérimentales (voir p. 301) il est possible que la larve décrite ci-dessus soit le néoténique de *Polystoma grassei* Euzet, Combes et Knoepffler, 1966.

Afrixalus dorsalis dorsalis (Peters)

Nous avons examiné 212 têtards, parmi lesquels 3 seulement étaient parasités par des larves néoténiques. Un têtard a été gardé en élevage afin de récolter les œufs pondus par son parasite. Nous avons compté de 1 à 21 œufs pondus par 24 heures (fig. 11).

Les 2 autres têtards ont été disséqués; chacun portait un très jeune néoténique. Nous avons obtenu les larves gyroductyloïdes nageantes après 9 à 11 jours d'incubation à 25° C.

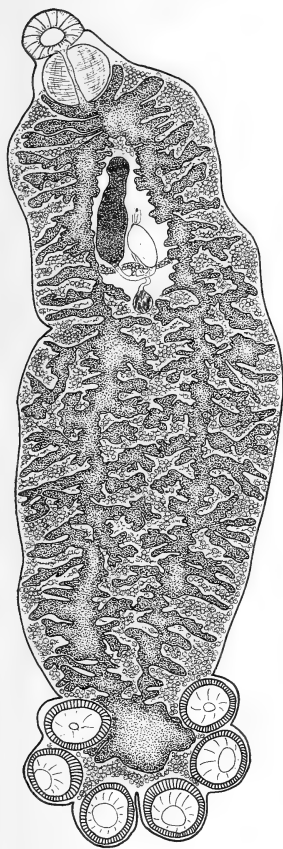


FIG. 14.

Néoténique de *Polystoma ebriensis* n. sp. chez le têtard de *Ptychadena aequiplicata*. Vue ventrale.

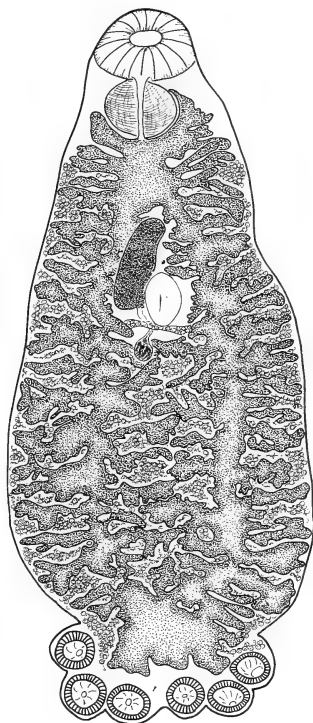


FIG. 15.

Néoténique de *Polystoma grassei* Euzet, Combes & Knoepfler, 1966 chez le têtard de *Leptopelis hyloides*. Vue ventrale.

a. *Larve gyroductyloïde II*

Elle mesure 230 μ sur 120 μ . Elle est tout à fait semblable, quant à la disposition des cellules ciliées et à la topographie des sensilles à celle de *Polystoma ebriensis* n. sp.

— *Armature du haptéur* : (fig. 12)

- crochets postérieurs: 43 à 45 μ
- crochets postéro-latéraux: 20 à 22 μ
- crochets latéraux des paires I à V: 18 à 21 μ
- crochets latéraux de la paire VI: 38 à 41 μ

Les ébauches des hamuli restent très réduites (15 μ).

— *Cellules ciliées* : (fig. 13)

- A. Groupe apical: une cellule, médiane, impaire
- B. Groupe céphalique: 2 \times 12 cellules, dorsales et ventrales
- C. Groupe médio-antérieur: 2 \times 3 cellules, toutes ventrales
- D. Groupe médio-postérieur: 2 \times 6 cellules, dorsales et ventrales
- E. Groupe haptorial: 2 \times 6 cellules, toutes dorsales

— *Topographie des sensilles* : (fig. 13)

a Face ventrale:

- groupe péri-buccal de n sensilles dont quelques-unes débordent sur la face dorsale
- groupe antérolatéral de 2 \times 2 sensilles
- groupe médian de 2 \times 3 sensilles
- groupe postérolatéral de 2 \times 2 sensilles
- groupe haptorial de 2 \times 4 sensilles

b Face dorsale:

- groupe interoculaire de 2 \times 6 sensilles
- groupe paraoculaire de 2 \times 4 sensilles
- groupe dorsolatéral de 2 \times 3 sensilles
- groupe postérieur dorsal de 2 \times 2 sensilles
- groupe dorsohaptorial de 2 \times 2 sensilles

b. *Larve néoténique* (fig. 16)

Hôte: têtard

Habitat: branchies

Localité: Route d'Abadjin-Kouté (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 2 jeunes animaux colorés et montés in toto.

Nos exemplaires mesurent respectivement 0,46 et 0,52 mm de longueur totale, et 0,19 et 0,23 mm de largeur maximale, en avant du haptéur. Ce dernier, plus

large que le corps (0,27 et 0,25 mm) est relativement long (0,22 et 0,19 mm). Les ventouses, sensiblement égales, ont un diamètre de 75 à 90 μ . Nous ne voyons pas d'ébauches de hamuli, qui doivent exister, puisqu'elles sont présentes chez la larve. Les crochets larvaires ont les dimensions suivantes :

- crochets postérieurs: 40 à 41 μ
- crochets postéro-latéraux: 24 μ
- crochets latéraux des paires I à V: 23 à 30 μ
- crochets latéraux de la paire VI: 41 à 42 μ

L'entonnoir buccal a une largeur de 85 μ . Le pharynx a un diamètre d'environ 65 μ . Les branches de l'appareil digestif présentent quelques caecums latéraux et axiaux s'unissant en une anastomose transverse préhaptoriale.

Nos deux individus présentent l'ébauche de l'ovaire.

Discussion

La seule larve néoténique mature que nous avons a été expulsée des branchies du têtard lors de la métamorphose de ce dernier. Ayant ainsi séjourné quelque temps dans l'eau, il a malheureusement été impossible de la fixer.

Nous avons ici trop peu de matériel pour donner une description complète du néoténique; il faudra attendre d'autres larves provenant de têtards d'*Afrivalus d. dorsalis* pour décrire la forme néoténique de *Polystoma dorsalis* Maeder, Euzet et Combes, 1970.

Dicroglossus occipitalis (Günther)

Sur 57 têtards examinés, 9 étaient parasités par des néoténiques et 1 par une larve à croissance lente. Le nombre de néoténiques par têtard est toujours faible: 7 fois 1 néoténique et 2 fois 2 néoténiques.

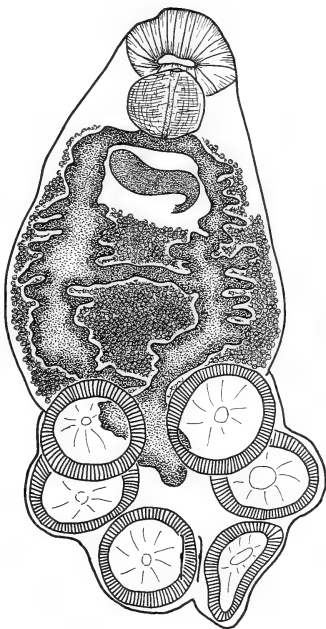


FIG. 16.

Néoténique de *Polystoma dorsalis* Maeder,
Euzet & Combes, 1970
chez le têtard de *Afrivalus d. dorsalis*.
Vue ventrale.

Nous n'avons pas obtenu la larve gyroductyloïde II chez cette espèce.

a. *Larve à croissance lente*

Nous ne pouvons donner que les dimensions des crochets de la larve à croissance lente:

- crochets postérieurs: 41 à 43 μ
- crochets postéro-latéraux: 18 à 19 μ
- crochets latéraux des paires I à V: 17 à 20 μ
- crochets latéraux de la paire VI: 36 à 37 μ

Les hamuli sont encore réduits à des épines de 45 μ .

b. *Larve néoténique* (fig. 17)

Hôte: têtard

Habitat: branchies

Localité: Adiopodoumé (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 5 exemplaires colorés et montés in toto.

Ces néoténiques ont une forme allongée avec un rétrécissement bien marqué dans la partie postérieure, en avant du haptateur ouvert en éventail. Ils mesurent de 1,5 à 3,5 mm de longueur totale. La largeur, au niveau de l'ovaire, varie de 0,41 à 0,67 mm et la largeur maximale, en arrière de l'ovaire, de 0,44 à 0,86 mm. Le haptateur, toujours plus large que le corps (0,5 à 1 mm) a une longueur de 0,37 à 0,75 mm. Les ventouses, sensiblement égales, mesurent de 120 à 280 μ sur 110 à 250 μ . Les ébauches des hamuli ne sont pas visibles. Nous avons pu observer les crochets larvaires postérieurs (45 à 46 μ) et les crochets latéraux de la paire VI (39 à 42 μ).

L'entonnoir buccal a une largeur de 180 à 330 μ . Le pharynx, sphérique, a un diamètre de 145 à 235 μ . L'appareil digestif présente 2 branches pourvues de nombreux caecums latéraux et axiaux très ramifiés, formant de 0 à 4 anastomoses transverses préhaptoriales. Ici encore, il est difficile de compter le nombre exact d'anastomoses.

Le système reproducteur n'est pas différent de celui des autres néoténiques. Le cirre est armé de 7 à 8 épines de 25 à 27 μ . L'utérus ne renferme qu'un seul œuf de 130 à 180 μ sur 100 à 135 μ .

Discussion

Les 40 *Dicroglossus occipitalis* adultes disséqués lors de nos 2 séjours en Côte d'Ivoire ne nous ont jamais fourni de Polystome. Or ce dernier doit exister puisque nous avons trouvé aussi bien la larve à croissance lente que la larve néoténique. Il faudra examiner encore de nombreux *Dicroglossus occipitalis* et

étudier le cycle biologique pour connaître la forme vésicale à laquelle correspond le néoténique décrit ci-dessus. Nous proposons de le nommer *Polystoma occipitalis* n. sp.

C. Infestations expérimentales et résultats

a. Têtards de *Ptychadena aequiplicata*

Sur les 14 têtards mis en présence avec 10 larves gyrodactyloïdes II chacun, 5, morts après 3 semaines environ, étaient porteurs de larves néoténiques. Les 9 autres, métamorphosés, ont été élevés en aquarium. Ils étaient tous indemnes lors de la dissection.

b. Têtards de *Leptopelis hyloides*

Nous avons infesté 30 têtards avec 10 larves gyrodactyloïdes II chacun. Lors de la dissection des jeunes Grenouilles métamorphosées, 4 étaient parasitées respectivement par 2, 3, 5 et 7 Polystomes.

c. Têtards de *Hylarana albolabris*

3 têtards seulement ont été mis en présence de 5 larves gyrodactyloïdes II chacun. Nous n'avons trouvé aucun parasite lors de la dissection des jeunes Grenouilles.

d. Têtards de *Afraxalus dorsalis dorsalis*

3 têtards ont été infestés avec 5 larves gyrodactyloïdes II chacun. Ici encore, nous n'avons obtenu aucun résultat à la dissection.

En plus de ces Amphibiens infestés expérimentalement, nous avons rapporté un lot de jeunes Grenouilles et têtards récoltés dans la nature et que nous espérons parasités.

Sur les 37 *Leptopelis* récoltés, 3 étaient parasités chacun par 1 Polystome; les 7 *Hylarana albolabris* étaient indemnes.

D. Interprétation des résultats

1. Le résultat négatif obtenu aussi bien chez *Hylarana albolabris* que chez *Afraxalus d. dorsalis* ne nous étonne pas beaucoup, vu le petit nombre (3) de têtards infestés. Nous ne pouvons tirer de conclusion pour ces 2 espèces.
2. En ce qui concerne les *Ptychadena aequiplicata*, nous pouvons penser que les têtards infestés étaient trop jeunes et que les larves gyrodactyloïdes ont donné une deuxième génération de néoténiques; ces derniers auraient disparu

à la métamorphose. En effet, 5 têtards¹ infestés expérimentalement et morts après 3 semaines portaient des néoténiques matures et mesurant jusqu'à 2,2 mm de longueur.

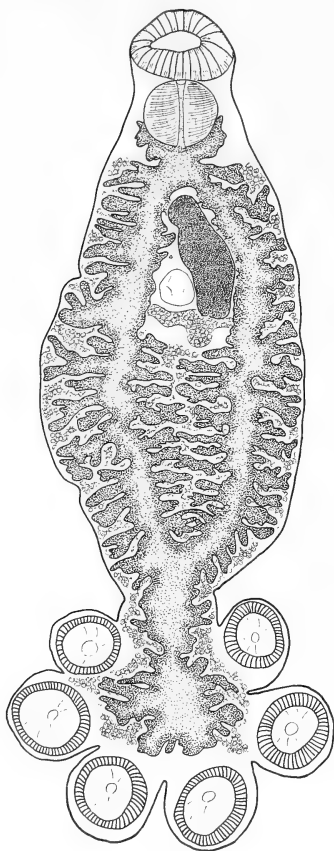


FIG. 17.

Néoténique de *Polystoma occipitalis* n. sp.
chez le têtard de *Dicroglossus occipitalis*.
Vue ventrale.

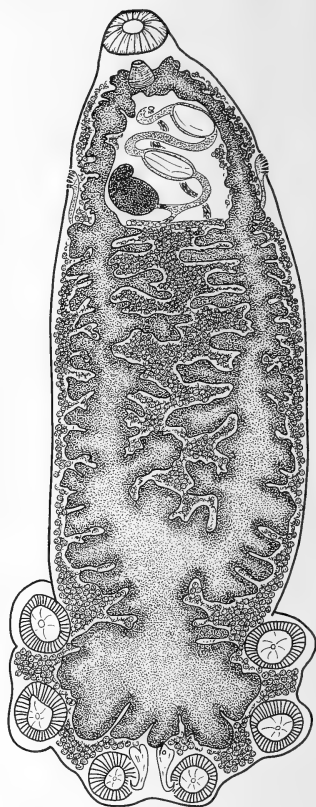


FIG. 18.

Polystoma grassei Euzet, Combes & Knoepffler,
1966 de *Leptopelis hyloides*.
Vue ventrale; le testicule et les vitellogènes
ventraux ne sont pas représentés.

¹ Il est aussi possible que ces têtards portaient déjà de jeunes néoténiques au moment de l'infestation expérimentale; ces parasites, trop petits ou cachés entre les branchies, ont pu nous échapper lors de l'examen à la loupe.

Chez les Polystomes européens, COMBES (1968) a montré qu'une production de « néoténiques-fils » était possible dans la nature chez *Polystoma pelobatis* (Euzet et Combes, 1966), mais impossible aussi bien chez *P. integerrimum* (Fröhlich, 1791) que chez *P. gallieni* Price, 1938.

Comme nous ne connaissons pas le comportement des hôtes africains, ni la biologie de leurs parasites, il est difficile de tirer des conclusions. Nous ne savons pas si les Grenouilles pondent plusieurs fois par année; nous ne connaissons pas non plus le temps qu'il faut aux têtards pour se développer. Il faudrait infester des têtards élevés depuis la ponte et d'âges différents, comme l'a fait COMBES (1968); nous saurions ainsi si la larve est encore capable d'évoluer en néoténique chez des têtards âgés.

Mais il est probable, d'après les résultats obtenus et vu le climat, que nous ayons affaire à un cycle du type *P. pelobatis*, où le développement néoténique est très fréquent.

3. Chez les *Leptopelis hyloides*, nous pouvons supposer que nos infestations expérimentales ont réussi. Nous avons en effet trouvé 4 jeunes Grenouilles parasitées chacune par plusieurs Polystomes alors que les animaux infestés dans la nature n'en portaient qu'un seul.

Il est assez étonnant d'obtenir, déjà après 8 mois, des Polystomes matures, mesurant jusqu'à 7 mm de longueur, alors que les Grenouilles ne sont pas encore adultes. Le développement serait donc beaucoup plus rapide que chez les espèces européennes où le cycle du parasite est synchrone de celui de l'hôte. Signalons que THURSTON (1964) puis TINSLEY (sous presse) ont observé le même phénomène chez *Protopolystoma xenopi* (Price, 1943) où le parasite était mature 2 à 4 semaines après la migration dans la vessie.

(Rappelons qu'il n'existe pas de forme néoténique chez *Protopolystoma xenopi* et que l'infestation se fait directement par voie cloacale avec migration dans les reins; l'hôte, *Xenopus*, pond durant toute l'année.)

Voici la description des Polystomes obtenus expérimentalement:

Polystoma grassei Euzet, Combes et Knoepffler, 1966 (fig. 18)

Nos exemplaires mesurent de 3,9 à 7 mm de longueur totale. La largeur, au niveau des vagins, varie de 0,9 à 1,7 mm et la largeur maximale, en avant du haptère, de 1,1 à 1,9 mm. Le haptère, sensiblement plus large que le corps (1,2 à 2 mm) est court (0,8 à 1,4 mm) et représente à peine le quart de la longueur totale. Les ventouses, sensiblement égales, ont un diamètre de 250 à 360 μ . Les hamuli ont un manche étroit et arqué, une garde puissante, une lame élargie avec une pointe très recourbée (fig. 19). Ils mesurent de 250 à 320 μ . Les crochets larvaires postérieurs ont 25 μ de longueur et les postéro-latéraux, de 17 à 18 μ .

L'entonnoir buccal a une largeur de 195 à 315 μ ; le pharynx, piriforme, mesure de 195 à 250 μ sur 155 à 240 μ . Les branches digestives présentent des caecums latéraux et axiaux ne se réunissant que dans un cas pour former une anastomose transverse préhaptorale. Chez tous nos individus, il y a une très importante anastomose au niveau du hapter.

L'appareil génital est du type *Polystoma*. Il y a 0, 1, 2, 3 ou 4 très gros œufs dans l'utérus, qui mesurent de 230 à 285 μ sur 110 à 140 μ .



FIG. 19.

Polystoma grassei Euzet, Combes & Knoepffler, 1966 de *Leptopelis hyloides*.
Morphologie des hamuli.

Discussion

La morphologie et les dimensions des crochets ainsi que la forme de l'appareil digestif et la grandeur des œufs, nous permettent d'identifier ce parasite à *P. grassei* Euzet, Combes et Knoepffler, 1966 trouvé chez *Leptopelis calcaratus* Boulenger, au Gabon. Nos exemplaires sont toujours plus grands que ceux décrits au Gabon.

La Côte d'Ivoire représente une localité nouvelle pour *P. grassei* et *L. hyloides* un hôte nouveau.

Le fait de trouver le même Polystome chez 2 espèces différentes du genre *Leptopelis* est jusqu'ici la seule exception avec notre hypothèse, selon laquelle chaque espèce de Grenouille hébergerait un parasite distinct. On peut par conséquent se poser la question de savoir si le *Leptopelis* du Gabon est véritablement l'espèce *calcaratus* ou une autre.

E. Problème de la néoténie

Il est surprenant de trouver autant de têtards porteurs de néoténiques et que les adultes, capturés au même endroit, ne soient que rarement parasités. Il semble en tous cas, que la phase néoténique soit très importante chez les Polystomes africains.

En ce qui concerne les Polystomes européens, COMBES (1968) a montré que chez *Polystoma pelobatis* (Euzet et Combes, 1966) « c'est le non-développement néoténique plutôt que le développement néoténique qui apparaît comme l'exception ». Nous pensons que chez *Polystoma ebriensis* n. sp. et chez *Polystoma occipitalis* n. sp. le développement est comparable à celui de *P. pelobatis* chez lequel, selon COMBES (1968), les formes néoténiques pourraient même perpétuer l'espèce sans intervention de la forme adulte.

Cette hypothèse pourrait être justifiée par le fait que nous ayons trouvé des larves néoténiques chez les têtards de *Ptychadena aequiplicata* et de *Dicroglossus occipitalis*, alors que la forme vésicale n'est pas encore connue chez les adultes de ces espèces. Nous ne pourrions confirmer cette hypothèse qu'au moment où nous aurons examiné un grand nombre de ces Amphibiens adultes.

Au contraire, chez *P. integerrimum* et chez *P. gallieni*, le développement néoténique est exceptionnel; il ne se fait que si la larve gyroductyloïde se fixe sur un têtard de moins de 8 jours.

D'après nos expériences faites sur les têtards de *Leptopelis hyloides*, il semblerait qu'ici, le cycle soit comparable à celui de *P. integerrimum* ou *P. gallieni*, avec une courte phase néoténique.

Ce problème ne trouvera sa solution qu'après de plus longues recherches sur le terrain et un travail expérimental plus complet. Il faudrait étudier têtards, adultes et parasites durant une année au moins. Nous n'avons récolté du matériel que de juillet à octobre; mais que se passe-t-il durant le reste de l'année? Il faudrait capturer les adultes au moment de la ponte: nous aurions ainsi plus de chances d'obtenir le Polystome adulte.

TRÉMATODES

Sur les 643 Grenouilles que nous avons disséquées lors de nos deux séjours en Côte d'Ivoire, 172, appartenant à 19 espèces différentes, étaient parasitées par des Trématodes. Nous avons rencontré les espèces suivantes:

Paramphistomatidae Fischöder, 1901

Diplodiscinae Cohn, 1904

Diplodiscus subclavatus (Goeze, 1782) (fig. 20)

Hôte: *Dicroglossus occipitalis* (Günther)

Habitat: rectum

Localité: Adiopodoumé (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 8 exemplaires colorés et montés in toto.

Ces parasites ont la forme classique de *Diplodiscus*, terminés par un large disque postérieur. Ils mesurent de 0,9 à 1,8 mm de longueur totale et de 0,5 à 0,9 mm de largeur. La cuticule est lisse. La ventouse orale, avec ses diverticules pharyngiens, mesure de 240 à 360 μ sur 170 à 240 μ . Le disque postérieur a de 350 à 740 μ sur 490 à 840 μ ; il contient une petite ventouse axillaire de 125 à

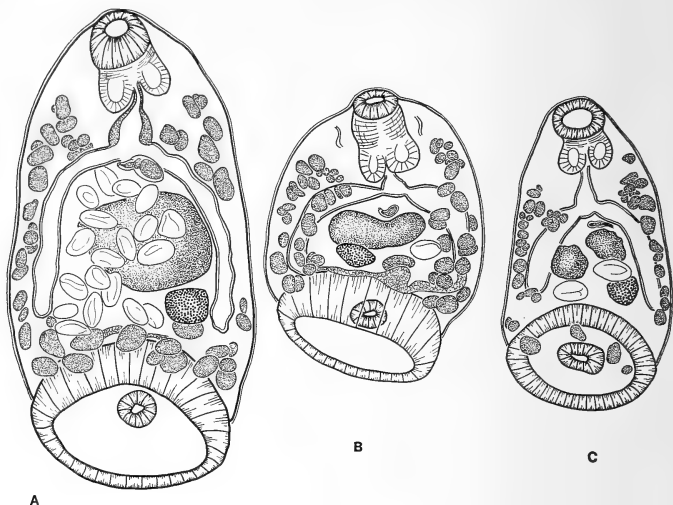


FIG. 20.

Diplodiscus subclavatus (Goeze, 1782) chez *Dicroglossus occipitalis*.

- A. individu à un testicule
- B. individu présentant une constriction au milieu du testicule
- C. individu à deux testicules

160 μ de diamètre. L'oesophage est long, terminé par un bulbe de 100 à 140 μ sur 80 à 120 μ . Les caecums intestinaux ont des longueurs variables: ils s'étendent parfois jusqu'au niveau de l'ovaire ou bien atteignent la ventouse postérieure.

Le testicule, volumineux (120 à 450 μ sur 300 à 520 μ), se trouve en arrière de la bifurcation intestinale. Chez un exemplaire mature, il y a 2 testicules; cet animal répond tout à fait à la description de *D. subclavatus*: les dimensions des œufs, la position de la poche du cirre et la disposition des vitellogènes concordent. Nous avons aussi fréquemment observé une constriction au milieu du testicule. L'hypothèse de WALTER (1858) selon laquelle il y aurait 2 testicules qui se soudent par la suite est donc vraie. Mais cette soudure ne se produit pas toujours avant la production des œufs.

La poche du cirre se situe en arrière de la bifurcation intestinale.

L'ovaire, petit, (90 à 165 μ sur 110 à 195 μ), est en arrière du testicule, sur le bord de la ventouse postérieure. Les follicules vitellins s'étendent de part et d'autre du corps et se rejoignent au niveau du disque postérieur. Les œufs mesurent de 121 à 143 μ sur 70 à 80 μ .

Discussion

Par l'ensemble de ses caractères et mensurations, ce Trématode répond à la description de *Diplodiscus subclavatus* (Goeze, 1782). Cette espèce a déjà été signalée dans diverses régions d'Afrique:

- par SKRJABIN (1916) chez *Bufo* sp., en Afrique Centrale
- par JOYEUX et BAER (1928) chez *Bufo regularis* Reuss, au Dahomey
- par BALOZET et CALLOT (1938) chez *Rana ridibunda* Pallas, en Tunisie
- par MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER (1969b) chez *Phlyctimantis leonardi* (Boulenger) au Gabon
- le Trématode décrit par MESKAL (1970) sous le nom de *Diplodiscus fischthalicus* Meskal, 1970 est probablement aussi un *D. subclavatus*: la position des organes génitaux, des vitellogènes et les dimensions des œufs sont tout à fait concordants à nos observations.

MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER (1969b) ont fait remarquer que toutes les espèces du genre *Diplodiscus* décrites jusqu'à ce jour sont très voisines. Seules des preuves expérimentales pourraient confirmer l'hypothèse selon laquelle il n'y aurait que 2 espèces: *Diplodiscus subclavatus* et *D. doyeri* Orlépp, 1926. Rappelons que cette dernière espèce est caractérisée par des caecums extrêmement courts et des vitellogènes entièrement post-caecaux. En 1960, VERCAMMEN-GRANDJEAN a créé à juste titre le genre nouveau *Progonimodiscus* pour cette espèce.

Biologie de l'hôte et épidémiologie

Dicroglossus occipitalis vit à proximité des mares, dans lesquelles elle est souvent immergée.

Sur 40 Grenouilles (15 mâles, 19 femelles et 6 juvéniles) disséquées, 12 hébergeaient *D. subclavatus*.

Plagiorchiidae Ward, 1917

Haematoloechinae Freitas et Lent, 1939

Haematoloechus micrurus Rees, 1964 (fig. 21)

Hôte: *Dicroglossus occipitalis* (Günther)

Habitat: poumons

Localité: Adiopodoumé (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 7 exemplaires colorés et montés in toto.

Nos individus sont allongés, aplatis dorso-ventralement, et caractérisés par la présence d'un appendice postérieur. La longueur totale varie de 3,5 à 8,5 mm et la largeur de 0,8 à 2,1 mm. La cuticule est lisse. La ventouse buccale mesure de 250 à 520 μ sur 260 à 520 μ et la ventouse ventrale, située au niveau du bord postérieur de l'ovaire, de 155 à 270 μ sur 165 à 230 μ . Le rapport ventousaire VO/VV varie de 1,5 à 2.

Le pharynx mesure de 120 à 210 μ sur 140 à 240 μ . L'oesophage est court. Les caecums intestinaux, longs et sinueux, se terminent près de l'extrémité postérieure du corps.

Les 2 testicules, ovales et légèrement lobés, sont disposés en diagonale, en arrière de l'ovaire. Le testicule droit mesure de 0,582 à 1,13 mm de longueur et de 0,27 à 0,425 mm de largeur et le gauche, de 0,56 à 1,5 mm sur 0,3 à 0,52 mm. Les canaux déférents prennent naissance à l'avant des testicules et se réunissent avant de se jeter dans la vésicule séminale, située au niveau de l'ovaire. La poche du cirre est longue et étroite: elle s'étend de la région ovarienne jusqu'au niveau du pharynx, où se trouve le pore génital.

L'ovaire, situé un peu en avant du milieu du corps, est ovale et mesure de 340 à 770 μ sur 260 à 645 μ . Le réceptacle séminale se trouve sur le bord postérieur de l'ovaire. Les vitellogènes sont organisés en groupes sur les côtés du corps; ils débutent en arrière de la bifurcation intestinale et s'étendent jusqu'à la terminaison des caecums digestifs.

L'utérus comprend une branche descendante et une branche ascendante qui forment des boucles; dans la région postérieure du corps, il existe des boucles extra-caecales de l'utérus qui remontent au moins jusqu'au niveau de l'ovaire et souvent jusqu'en avant de celui-ci. Les œufs, brun clair dans la branche descendante, de plus en plus sombres dans la branche ascendante, mesurent de 25 à 38 μ sur 15 à 20 μ .

Discussion

Par l'ensemble de ses caractères et mensurations, ce Trématode répond à la description de *H. micrurus* Rees, 1964 rencontré au Ghana chez *Dicroglossus occipitalis*. Il faut cependant remarquer quelques petites différences: le rapport ventousaire VO/VV est légèrement inférieur dans le Ver décrit ci-dessus; les boucles extra-caecales de l'utérus remontent un peu moins loin, vers l'avant, et les vitellogènes ne sont pas organisés en rosettes aussi régulières que dans l'espèce de REES (1964).

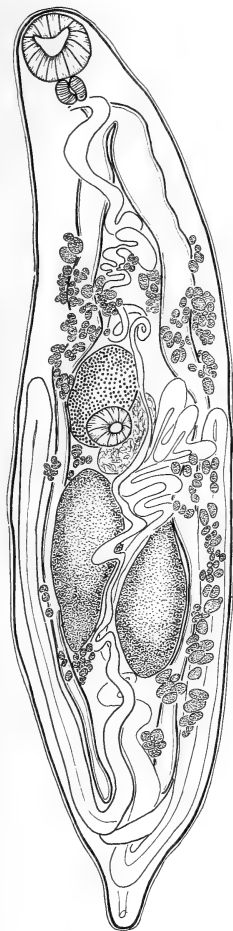


FIG 21.

Haematoloechus micrurus Rees,
1964 chez *Dicroglossus occipitalis*.
Préparation totale.

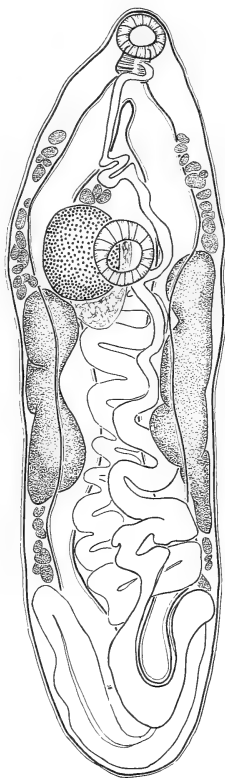


FIG. 22.

Parahaematoloechus n. gen. *exoterorchis*
(Rees, 1964) chez *Dicroglossus occipitalis*.
Préparation totale.

Parahaematoloechus nov. gen.

Parahaematoloechus exoterorchis (Rees, 1964) (fig. 22)

Synonyme: *Haematoloechus exoterorchis* Rees, 1964

Hôte: *Dicroglossus occipitalis* (Günther)

Habitat: poumons

Localités: Adiopodoumé, Banco (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 4 individus colorés et montés in toto.

Ces exemplaires, allongés et arrondis aux 2 extrémités, sont plus petits que ceux décrits ci-dessus (2 à 5,9 mm sur 0,6 à 2,5 mm). La cuticule est lisse.

La ventouse buccale mesure de 180 à 290 μ sur 170 à 200 μ et la ventouse ventrale, toujours plus grande, de 220 à 350 μ sur 225 à 350 μ . Elle est située dans la région antérieure à l'ovaire. Le rapport ventousaire VO/VV varie de 0,55 à 0,8.

Le pharynx mesure de 80 à 110 μ sur 95 à 165 μ ; l'oesophage est court. Les caecums intestinaux, longs, atteignent presque l'extrémité postérieure du corps. Les 2 testicules, profondément lobés, sont disposés en tandem et se trouvent entre les caecums intestinaux et les côtés du corps. Le testicule droit mesure de 0,48 à 1,6 mm sur 0,24 à 0,37 mm et le testicule gauche de 0,42 à 1,7 mm sur 0,23 à 0,37 mm. Les canaux déférents prennent naissance en avant des testicules et se réunissent dans la vésicule séminale. La poche du cirre s'étend de la région postérieure à la ventouse ventrale jusqu'au niveau du pharynx, où se trouve le pore génital.

L'ovaire, situé dans le 1/3 antérieur, est ovale et mesure de 220 à 416 μ sur 200 à 655 μ . Le réceptacle séminale, très grand, remplit l'espace occupé par l'ovaire et la ventouse ventrale. Les vitellogènes sont répartis le long de l'intestin, de part et d'autre des testicules. L'utérus comprend une branche descendante et une branche ascendante; dans la région postérieure du corps, il existe des boucles utérines extra-caecales qui remontent vers l'avant sans jamais dépasser l'extrémité postérieure des testicules. Les œufs sont de petite taille: 24 à 28 μ sur 14 à 19 μ .

Discussion

Ce Trématode répond à la description faite par Rees (1964) pour la nouvelle espèce *Haematoloechus exoterorchis*.

Il faut cependant remarquer que ce parasite n'entre dans aucun des groupes reconnus par ODENING (1960). Dans sa révision des *Plagiorchiidae* Ward, 1917, ce dernier propose, dans la sous-famille des *Haematoloechinae* Freitas et Lent, 1939, 4 genres: *Ostioloides* Odening, 1960, *Ostiolum* (Pratt, 1903), *Neohaematoloechus* Odening, 1960 et *Haematoloechus* Looss, 1899. Ils se différencient (voir

ci-dessous, la clef de détermination) d'après les caractères suivants: longueur des caecums intestinaux, présence ou absence de boucles utérines extra-caecales, présence ou absence de la ventouse ventrale. Le genre *Haematoloechus* est lui-même divisé en 3 sous-genres: *Haematoloechus* (Looss, 1899) Mehra, 1937, *Anomolecithus* Odening, 1958 et *Skrjabinoeces* (Sudarikov, 1950), chaque sous-genre étant encore subdivisé en groupes comprenant un certain nombre d'espèces.

Notre Ver se distingue par une ventouse ventrale plus grande que la ventouse buccale, caractère qui le rapprocherait des *Haematoloechus* du groupe *sibiricus*. Mais le caractère morphologique le plus saillant est la position extra-caecale des testicules, jamais observée dans cette famille.

Nous considérons les 4 genres proposés par ODENING (1960) comme valables (quoique la présence d'*Ostioloides*, parasite intestinal soit discutable) et proposons d'ajouter un 5^e genre, *Parahaematoloechus* nov. gen. dont l'espèce type est *Parahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964). La clef de détermination à la page 17 du travail d'Odening se voit modifiée comme suit:

1. Caecums intestinaux n'atteignant que le 1/3 postérieur du corps; pas de boucles utérines extra-caecales *Ostioloides*
- 1'. Caecums intestinaux atteignant l'extrémité postérieure du corps 2
2. Pas de boucles utérines extra-caecales; longueur des œufs variant de 22 à 45 μ *Ostiolum*
- 2'. Présence de boucles utérines extra-caecales des 2 côtés du corps (rarement d'un seul côté) 3
3. Ventouse ventrale absente *Neohaematoloechus*
- 3'. Ventouse ventrale présente 4
4. Testicules situés entre les caecums intestinaux *Haematoloechus*
- 4'. Testicules extra-caecaux. *Parahaematoloechus*

Ce nouveau genre se définit ainsi:

Parahaematoloechus nov. gen. *Plagiorchiidae*, *Haematoloechinae* à ventouse ventrale plus grande que la ventouse buccale, à caecums intestinaux atteignant presque l'extrémité postérieure du corps et surtout à testicules extra-caecaux disposés en tandem.

Nous proposons de placer le parasite décrit par REES en 1964 dans ce nouveau genre qui devient ainsi l'espèce type *Parahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964).

Biologie de l'hôte et épidémiologie

Dicroglossus occipitalis (Günther) est une grande Grenouille vivant à la limite de la forêt et de la savane, toujours à proximité des mares dans lesquelles elle plonge.

Sur 40 animaux (15 mâles, 19 femelles et 6 juvéniles) disséqués, 7 hébergeaient *H. micrurus*, dont 4 hébergeaient conjointement *Diplodiscus subclavatus* (Goeze, 1782), 1 hébergeait *Parahaematoloechus exoterorchis*; 3 étaient parasités simultanément par *H. micrurus* et *P. exoterorchis* parmi lesquels 2 hébergeaient encore *D. subclavatus*.

Signalons que les 2 espèces, *H. micrurus* et *P. exoterorchis* ont été trouvées chez le même hôte au Ghana par FISCHTHAL et THOMAS (1968); ces auteurs n'ont cependant pas mentionné le même phénomène de cohabitation des 2 espèces alors que REES (1964) l'avait observé chez 4 Grenouilles sur 48 examinées.

La Côte d'Ivoire représente une localité nouvelle pour ces 2 *Haematoloechinae*.

La biologie et le cycle de ces parasites demeurent inconnus.

Ostiolum dollfusinus Odening, 1958

Hôte: *Ptychadena hylaea* (Schmidt et Inger) juv.

Habitat: poumons

Localité: Téké (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 1 exemplaire coloré et monté in toto.

Ce Ver a un corps allongé et aplati dorso-ventralement. Il mesure de 7 à 8 mm de longueur (la partie postérieure du corps a malheureusement été sectionnée) et 1,5 mm de largeur. La cuticule est lisse. La ventouse buccale mesure 460 sur 403 μ et la ventouse ventrale, située sur le bord antérieur de l'ovaire, a un diamètre de 288 μ . Le rapport des ventouses est égal à 5:3.

Le pharynx mesure 230 μ sur 219 μ , et l'oesophage, 180 μ de long; les 2 caecums intestinaux, longs, se terminent près de l'extrémité postérieure du corps. Les 2 testicules sont disposés en diagonale en arrière de l'ovaire. Ils sont de forme régulière, ovale, allongée dans le sens de l'axe du corps. Le testicule antérieur mesure 874 μ sur 350 μ et le testicule postérieur, 851 μ sur 425 μ . Les canaux déférents prennent naissance à l'avant des testicules et se réunissent dans la vésicule séminale. La poche du cirre, sinueuse (2,66 mm sur 0,095 mm), s'étend de la région antérieure à l'acétabulum jusqu'au niveau du pharynx, où se trouve le pore génital.

L'ovaire, situé au milieu du corps, est formé de 5 lobes. Il mesure 1,03 mm sur 0,345 mm. Le réceptacle séminal, de 863 μ sur 360 μ est ovale, situé sur le bord gauche de l'ovaire. Les vitellogènes (100 à 175 μ sur 66 à 120 μ) sont organisés en rosettes, nombreuses dans la première moitié du corps, plus clairsemées dans la deuxième moitié, se limitant à 2 ou 3 groupes dans la région postérieure. L'utérus comprend une branche descendante et une branche ascendante formant toutes deux de nombreuses boucles. Il n'existe pas de boucles utérines longitu-

dinales extra-caecales. Les œufs sont blanc jaunâtre dans la branche descendante et brun foncé dans la branche ascendante. Ils mesurent de 23,5 à 28 μ sur 14 à 18,8 μ .

Discussion

Nous venons de voir que ODENING (1960) a proposé 4 genres dans la sous-famille des *Haematoloecinae*. Le parasite décrit ci-dessus appartient justement à l'un de ces genres, *Ostiolum* (Pratt, 1903) caractérisé par l'absence de boucles utérines extra-caecales.

Haplometridae McMullen, 1937

Haplometroides eburnense Maeder, 1969

Hôtes: *Phrynobatrachus alleni* Parker, *Ph. liberiensis* Barbour et Loveridge, *Ph. plicatus* (Günther) et *Ptychadena longirostris* (Peters)

Habitat: duodenum

Localités: Banco, Yapo, Bolo (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 14 exemplaires colorés et montés in toto.

Ces parasites, à cuticule épineuse, mesurent en moyenne 1,5 mm de longueur totale et 0,49 mm de largeur au milieu du corps. La ventouse orale mesure 132 μ sur 141 μ et la ventouse ventrale, située un peu en-dessus de la moitié du corps, 145 μ sur 145 μ . Le pharynx, de 75 μ sur 55 μ se poursuit par un long oesophage (125 μ). Les 2 caecums intestinaux atteignent les 2/3 du corps de l'animal. L'appareil génital mâle est constitué de 2 testicules ovales, situés en arrière des caecums; le testicule gauche mesure 150 μ sur 103 μ et le droit, 165 μ sur 90 μ ; la poche du cirre (95 à 140 μ sur 40 à 50 μ) n'atteint pas l'extrémité postérieure de la ventouse ventrale et s'ouvre légèrement en avant de cette dernière. La vésicule séminale, ainsi que le cirre sont sinueux; leur forme exacte est difficile à observer sur nos préparations.

L'ovaire, volumineux (140 μ sur 145 μ) se trouve sur le bord inférieur de la ventouse ventrale. Le réceptacle séminal (60 à 95 μ sur 50 μ) se trouve en arrière de l'ovaire, ainsi que la glande de Mehlis. Les follicules vitellogènes (38 à 50 μ sur 28 à 35 μ , pouvant atteindre 70 μ sur 55 μ) sont répartis sur tout le corps, à partir du pharynx jusqu'à l'extrémité postérieure. L'utérus, à branches descendante et ascendante, forme quelques boucles qui ne dépassent pas l'espace compris entre les caecums, ni le bord extérieur des testicules. Les œufs mesurent de 47 à 51 μ sur 23 à 28 μ .

La vésicule excrétrice est en Y.

Discussion

La seule espèce connue du genre *Haplometroides*, *H. buccicola* Odhner, 1911 présente des testicules nettement intercaecaux, non symétriques et des vitellogènes s'interrompant bien avant la terminaison des caecums. De telles différences sont considérées comme distinctives de genres. Nous pensons que quelques réserves peuvent être faites en ce qui concerne l'attribution générique de l'espèce *eburnense*.

Signalons que ce parasite a été retrouvé au Gabon (MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER, 1969b) et en République Centrafricaine (MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER, 1970b).

Epidémiologie

Sur 50 *Phrynobatrachus alleni* disséqués, 1 seul hébergeait *H. eburnense*. Un *Phrynobatrachus liberiensis* sur 2 examinés, était parasité. Parmi les 6 *Phrynobatrachus plicatus* étudiés, 2 étaient porteurs de ce parasite. Sur 3 *Ptychadena longirostris*, 1 hébergeait *H. eburnense*. Le nombre de parasites par hôte est faible (1, 1, 2, 2, 8).

Mesocoeliidae Dollfus, 1933

Mesocoelium monas (Rudolphi, 1819) Freitas, 1958

Hôtes: *Bufo maculatus* Hallowell, *Aubria subsigillata* (Duméril), *Hylarana albolabris* (Hallowell), *Ptychadena hylaea* (Schmidt et Inger), *Ptychadena oxyrhynchus* (Smith), *Ptychadena superciliaris* (Günther), *Arthroleptis* sp., *Hyperolius c. concolor* (Hallowell) et *Leptopelis hyloides* (Boulenger)

Habitat: duodenum

Localités: Adiopodoumé, Anguédédou, Km 22 de la route Abidjan-Dabou

Matériel étudié: 10 exemplaires colorés et montés in toto.

BAER (1957) a signalé ce parasite en Côte d'Ivoire chez *Mabuya* sp., puis MAEDER (1969) chez *Bufo regularis* Reuss, *Hylarana a. albolabris* (Hallowell), *Ptychadena hylaea* (Schmidt et Inger), *Pt. maccarthyensis* (Anderson), *Pt. oxyrhynchus* (Smith), *Pt. superciliaris* (Günther), *Pt. tournieri* (Guibé et Lamotte), *Arthroleptis* sp., *Hyperolius c. concolor* (Hallowell) et *Hyperolius picturatus* Peters, sous le nom de *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929.

D'autre part, nous l'avons retrouvé en Côte d'Ivoire (MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER, 1970), au Gabon (MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER, 1969a) et en République Centrafricaine (MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER, 1970b).

Ce parasite est très fréquent aussi bien chez les Amphibiens que chez les Reptiles dans les régions tropicales et sub-tropicales du monde (MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER, 1969a). On le trouve en effet en Amérique du Nord, aux Antilles,

en Amérique du Sud, en Afrique du Nord, en Afrique Centrale et Occidentale, à Madagascar, en Inde, en Indonésie, en Australie, au Japon et à Hawaï.

Nous reprenons les principales données de la taxonomie du genre *Mesocoelium* Odhner, 1911 (MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER, 1969a).

La taxonomie des *Mesocoeliidae* et notamment la validité des différentes espèces du genre *Mesocoelium* ont donné lieu à plusieurs mises au point dont certaines sont contradictoires. Après les tentatives de synthèse de JOHNSTON (1912), DOLLFUS (1929), PEREIRA et CUOCOLO (1940) et de CHENG (1960), FREITAS (1963) se livre à une critique constructive des travaux antérieurs. Il note, comme l'avait déjà fait DOLLFUS (1929), que des caractères appartenant à la variation individuelle ont été trop souvent utilisés. En ne considérant que quelques caractères particuliers (présence de prolongements cuticulaires périoraux, extrémité postérieure du corps libre de circonvolutions utérines), le rapport ventousaire et les dimensions des œufs, FREITAS (1963) est amené à établir de très nombreuses synonymies. Après étude de 32 espèces, il n'en conserve que 7; 19 espèces se trouvent ainsi regroupées sous le nom de *Mesocoelium monas*.

Depuis le travail de FREITAS (1963), de nouvelles espèces de *Mesocoelium* ont été décrites. Cela nous a permis de compléter la tentative de synthèse de FREITAS; nous avons regroupé la plupart des nouvelles espèces sous le nom de *M. monas*; deux d'entre elles (*M. cameroonensis* Saoud, 1964 et *M. gabonensis* Maeder, Combes et Knoepffler, 1969) sont considérées comme des espèces distinctes.

La biologie de 2 espèces du genre *Mesocoelium*, *M. brevicacum* Ochi, 1930 et *M. monodi* Dollfus, 1929 (maintenant toutes deux synonymes de *M. monas*) a été étudiée respectivement par OCHI (1930) et THOMAS (1965).

Epidémiologie

Hôtes	Individus disséqués	Individus parasités
<i>Bufo maculatus</i>	79	33
<i>Aubria subsigillata</i>	3	1
<i>Hylarana albolabris</i>	42	21
<i>Ptychadena hylaea</i>	7	3
<i>Ptychadena macCarthyensis</i>	15	1
<i>Ptychadena oxyrhynchus</i>	14	6
<i>Ptychadena superciliaris</i>	107	54
<i>Ptychadena tournieri</i>	1	1
<i>Arthroleptis</i> sp.	17	2
<i>Hyperolius c. concolor</i>	26	3
<i>Hyperolius picturatus</i>	2	1
<i>Leptopelis hyloides</i>	2	1

Signalons qu'à la liste des nombreux hôtes hébergeant *M. monas* s'ajoute encore *Leptopelis hyloides* (Boulenger).

Halipegidae Poche, 1925

Halipegus phrynobatrachi Maeder, 1969

Hôte: *Phrynobatrachus alleni* Parker

Habitat: estomac

Localité: Bolo (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 10 exemplaires colorés et montés in toto.

Ces individus mesurent en moyenne 2,5 mm de long et 0,36 mm de large au niveau de la ventouse ventrale. A la ventouse buccale, d'environ 200 μ de diamètre, fait suite un court pharynx de 65 μ de long et 75 μ de large. Il n'y a pas de pré-pharynx. Un court oesophage conduit à l'intestin, toujours replié et contracté dans sa portion antérieure. Les 2 caecums s'étendent jusqu'à l'extrémité postérieure de l'animal. La ventouse ventrale est située dans le deuxième tiers de l'animal; elle est un peu plus volumineuse que la ventouse buccale et mesure 200 à 240 μ de diamètre.

L'appareil génital mâle est formé de 2 testicules disposés légèrement en biais l'un par rapport à l'autre. Le testicule gauche, de 132 μ sur 89 μ se trouve à peu près à la moitié du corps de l'animal. Le testicule droit, un peu en arrière, mesure 127 μ sur 113 μ . La poche du cirre est ovale (85 μ sur 65 μ) et contient une vésicule séminale de forme difficilement identifiable, vu le nombre restreint de Vers.

L'ovaire, de 141 μ sur 170 μ est localisé dans la région postérieure du corps, au niveau des vitellogènes. Un petit réceptacle séminal (105 μ sur 55 μ) est situé entre l'ovaire et les glandes vitellogènes. Ces dernières, formées de 9 follicules de 106 μ sur 100 μ en moyenne, remplissent l'extrémité postérieure. L'utérus, à branche ascendante seulement, forme de nombreuses boucles jusqu'au pore génital, situé en arrière de la bifurcation de l'intestin. Les œufs, jaunes, mesurent de 33 à 40 μ sur 23 à 28 μ et possèdent un filament polaire d'environ 50 μ .

Hôtes nouveaux: *Ptychadena superciliaris* (Günther)

Arthroleptis sp.

Localités: Banco, Anguédédou (Côte d'Ivoire)

Matériel étudié: 1 adulte et 2 juvéniles colorés et montés in toto (fig. 23A et B)

Ces parasites, allongés et étroits, ont de 0,8 à 2,2 mm de longueur totale et de 0,18 à 0,46 mm de largeur. La cuticule est lisse. La ventouse orale mesure de 110 à 212 μ sur 128 à 227 μ ; la ventouse ventrale, située en arrière de la moitié du corps, est grande: 132 à 326 μ sur 132 à 227 μ . Le rapport ventousaire (VO/VV) est voisin de 0,9.

Le pharynx a un diamètre variant de 60 à 100 μ . L'oesophage est très court. Les caecums intestinaux, longs et sinueux, atteignent presque l'extrémité postérieure du corps.

Les 2 testicules sont disposés en tandem, en arrière de la ventouse ventrale. Le testicule droit mesure de 70 à 125 μ sur 52 à 66 μ et le gauche, de 62 à 114 μ

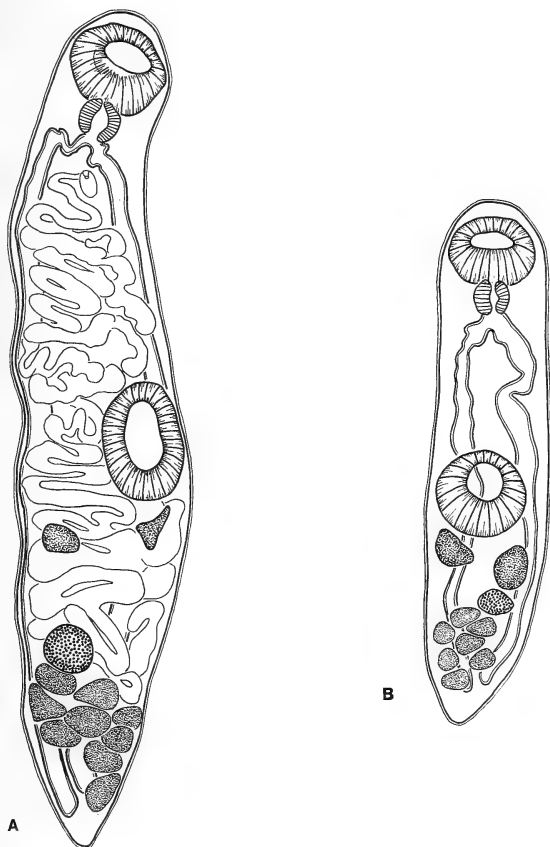


FIG. 23.

Halipegus phrynobatrachi Maeder, 1969.

A. chez *Ptychadena superciliaris*.

B. chez *Arthroleptis* sp.

sur 52 à 84 μ . La poche du cirre est ovale, repliée sur elle-même et située en arrière de la bifurcation intestinale.

L'ovaire, localisé dans la région postérieure de l'animal, mesure de 52 à 143 μ sur 40 à 121 μ . Le réceptacle séminale est comprimé sur le bord postérieur de l'ovaire. Les glandes vitellogènes occupent l'extrémité postérieure du corps; elles sont constituées de 9 follicules mesurant de 50 à 125 μ sur 40 à 80 μ . L'utérus n'a qu'une branche ascendante, formant de très nombreuses boucles jusqu'au pore génital, situé en arrière de la bifurcation intestinale. Les œufs ont les dimensions suivantes: 32 à 39 μ sur 17 à 20 μ ; ils possèdent un filament polaire d'environ 50 μ de long.

Discussion

Ce Ver ne diffère du précédent que par la distance plus grande entre les 2 ventouses et la largeur du corps, plus importante. Il s'agit de variations morphologiques existant chez un même Ver hébergé par des hôtes différents.

Signalons qu'à la liste des nombreux *Halipegus* décrits jusqu'à ce jour (MAEDER, 1969), s'ajoute encore *Halipegus tafonensis* Meskal, 1970 trouvé chez *Phrynobatrachus natalensis* (Smith), *Ptychadena erlengeri* (Ahl) et *Rana angolensis* (Bocage) en Ethiopie.

Biologie des hôtes et épidémiologie

Phrynobatrachus alleni est très répandu dans tout l'Ouest africain. *Ptychadena superciliaris* est une espèce commune dans toute la zone forestière et *Arthroleptis* sp. est un petit *Hyperoliidae* se rencontrant en forêt, dans la terre ou sous les feuilles.

Parmi les 50 *Phrynobatrachus alleni* disséqués, 9 (7 mâles, 2 femelles) hébergeaient *Halipegus phrynobatrachi*. Le nombre de Vers est faible: 7 fois 1, 1 fois 2 et 1 fois 3 parasites.

Sur 107 *Ptychadena superciliaris* disséquées, 1 seule hébergeait 1 Ver.

2 *Arthroleptis* sp. sur 17 examinés étaient porteurs de 1 ou 2 parasites immatures.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La région occidentale de l'Afrique équatoriale est l'une des mieux étudiées du point de vue parasitaire. Un nombre important de Polystomes a en effet été décrit. En Côte d'Ivoire, nous comptons déjà 8 espèces différentes:

- *Polystoma cachani* Gallien, 1957 chez *Ptychadena*¹ *longirostris* (Peters)
- *Polystoma manganoti* Gallien, 1957 et *Polystoma vaucheri* n. sp. chez *Ptychadena superciliaris* (Günther)

¹ Il est intéressant de constater que nous n'avons pas retrouvé cet hôte et par conséquent pas non plus *P. cachani*.

- *Polystoma baeri* Maeder, Euzet et Combes, 1970 chez *Ptychadena maccarthysensis* (Anderson)
- *Polystoma ragnari* Maeder, Euzet et Combes, 1970 chez *Phrynobatrachus alleni* Parker
- *Polystoma perreti* n. sp. chez *Hylarana albolabris* Hallowell
- *Polystoma dorsalis* Maeder, Euzet et Combes, 1970 chez *Afrivalus d. dorsalis* (Peters)
- *Polystoma grassei* Euzet, Combes et Knoepffler, 1966 chez *Leptopelis hyloides* (Boulenger).

Parmi celles-ci, deux sont nouvelles, *P. vaucheri* n. sp. et *P. perreti* n. sp. Nous constatons que tous ces Polystomes, à l'exception d'un seul (*P. vaucheri*) sont hébergés par un hôte distinct. Signalons aussi que *P. grassei* est hébergé au Gabon par *Leptopelis calcaratus* Boulenger (voir p. 302). Ces deux cas remettent en discussion le problème de la spécificité: seules des preuves expérimentales nous permettraient de confirmer la validité de ces diverses espèces. Nous saurons alors si les particularités que nous avons décrites dans la morphologie de l'appareil digestif et celle des hamuli représentent plus que des écomorphoses liées à un changement d'hôte et sont génétiquement fixées.

L'existence des 2 espèces de Polystomes chez *Ptychadena superciliaris* devra être prouvée expérimentalement: il faudra chercher les formes larvaires et étudier le cycle biologique des 2 parasites.

Les larves néoténiques jouent un rôle important dans cette région. Elles sont en effet très nombreuses et pourraient même perpétuer l'espèce sans intervention de la forme adulte. En 1968, COMBES avait formulé la même hypothèse pour *Polystoma pelobatis*. Pour la confirmer, il faudrait évidemment étudier durant une année au moins, aussi bien le comportement des hôtes que celui de leurs parasites.

Les larves gyroductyloïdes que nous avons obtenues à partir des œufs des néoténiques sont du type *integerrimum* du point de vue ciliature, mais différentes du point de vue sensilles.

En ce qui concerne les Trématodes d'Amphibiens, nous connaissons, à l'heure actuelle, 8 espèces différentes en Côte d'Ivoire. Il s'agit de *Ostiolum dollfusinus* Odening, 1958, *Haematoloechus micrurus* Rees, 1964, *Parahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964), *Halipegus phrynobatrachi* Maeder, 1969, *Mesocoelium monas* (Rudolphi, 1819) Freitas, 1958, *Haplometroides eburnense* Maeder, 1969, *Diplodiscus subclavatus* (Goeze, 1782) et *Ostioloïdes rappiae* (Szidat, 1932) Odening, 1960 (rencontré par MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER, 1970a) chez *Hyperolius fusciventris fusciventris* (Peters).

Tous ces parasites ne paraissent pas très spécifiques: nous les avons en effet trouvés chez plusieurs hôtes. Tous ces Trématodes se rencontrent aussi dans d'autres régions d'Afrique ou même du monde. En particulier, *Mesocoelium*

monas est une espèce sub-cosmopolite hébergée par des hôtes tant Amphibiens Anoures que Reptiles.

Le genre nouveau créé, *Parahaematoloechus* nov. gen. apporte un élément supplémentaire au travail d'ODENING (1960). Dans sa révision des *Plagiorchidae*, ce dernier propose 4 genres dans la sous-famille des *Haematoloechinae*; nous ajoutons donc un 5^e genre à sa classification.

Les cycles biologiques de tous ces Trématodes n'ont pas encore été étudiés, à l'exception de celui de *Mesocoelium monas*, obtenu expérimentalement par OCHI (1930) et THOMAS (1965).

Il reste par conséquent un long travail de recherches expérimentales avant de connaître la biologie de tous ces parasites.

REMERCIEMENTS

Au terme de notre travail, nous avons l'agréable devoir de remercier:

Le professeur J.-G. Baer qui nous a suggéré de faire ces deux séjours en Côte d'Ivoire afin de récolter le matériel nécessaire à ce travail et nous a fourni son aide précieuse. Nous lui exprimons notre vive reconnaissance; Les professeurs L. Euzet (Université de Montpellier) et A. Aeschlimann (Université de Fribourg) qui nous ont fait l'honneur d'accepter de faire partie du jury de notre thèse. Nous les remercions très sincèrement de l'intérêt qu'ils ont manifesté pour notre travail et de leurs judicieux conseils; Le professeur C. Combes (C. S. U. Perpignan) qui a suivi et encouragé nos recherches. Nous lui exprimons nos vifs remerciements; Le Dr J.-L. Perret (Muséum d'Histoire naturelle de Genève) qui nous a aidée dans la capture des Amphibiens et a eu la gentillesse de déterminer tout notre matériel. Nous sommes très reconnaissante de sa précieuse collaboration; Le Dr et M^{me} Cl. Vaucher (Université de Neuchâtel) qui ont collaboré à la capture des animaux, à la dissection des Grenouilles et des têtards, à la fixation des parasites, au triage des œufs et à l'élevage des jeunes Grenouilles. Nous les remercions très vivement; Toutes les personnes qui nous ont accueillie et aidée dans la récolte ou la détermination des Amphibiens lors de notre premier séjour en 1967: le Dr et M^{me} P. Hunkeler (directeur du C.S.R.S. à Adiopodoumé), le Dr L.-Ph. Knoepffler (Laboratoire Arago, Banyuls), le professeur M. Lamotte (Laboratoire de Zoologie de l'Ecole normale supérieure, Paris); Tous nos collègues et amis de l'Institut de Zoologie avec qui nous nous sommes souvent entretenue de divers problèmes apparus au cours de ce travail.

RÉSUMÉ

Un grand nombre d'Amphibiens adultes (ca. 650 individus appartenant à 32 espèces) et quelque mille têtards ont été disséqués en vue de la recherche de Monogènes et de Trématodes.

Monogènes

- a. L'auteur décrit 7 espèces différentes du genre *Polystoma* dont 2 sont nouvelles: *P. perreti* n. sp. et *P. vaucheri* n. sp.
- b. Parmi les nombreuses larves récoltées sur les branchies des têtards, sont décrites: les larves néoténiques de 5 espèces différentes (*Hylarana albolabris*, *Ptychadena aequiplicata*, *Leptopelis hyloides*, *Afrixalus d. dorsalis* et *Dicroglossus occipitalis*), les larves à croissance lente de 2 espèces (*Ptychadena aequiplicata* et *Dicroglossus occipitalis*) et les larves gyrodactyloïdes II de 3 espèces (*Ptychadena aequiplicata*, *Leptopelis hyloides* et *Afrixalus d. dorsalis*). On constate l'existence de larves néoténiques et de larves à croissance lente, chez les têtards de *Ptychadena aequiplicata* et de *Dicroglossus occipitalis*, alors que la forme adulte (vésicale) reste encore inconnue.
- c. L'auteur a réussi des infestations expérimentales chez *Ptychadena aequiplicata* et *Leptopelis hyloides*.

Trématodes

Parmi les 7 Trématodes étudiés, l'auteur a créé un genre nouveau, *Para-haematoloechus*, n. gen. sur la base de la description de REES (1964) pour l'espèce, *Haematoloechus exoterorchis* Rees, 1964.

Il reprend aussi certaines considérations sur la taxonomie et la chorologie du genre *Mesocoelium* d'après les travaux de FREITAS (1963) et de MAEDER, COMBES et KNOEPFFLER (1969a).

SUMMARY

A large number of amphibians (ca. 650 specimens representing 32 species) and about one thousand tadpoles were examined in view of collecting their monogene and trematode parasites.

Monogenea

- a) A. describes 7 species of *Polystoma* two of which are new: *P. perreti* n. sp. and *P. vaucheri* n. sp.
- b) Among the numerous larvae collected from the gills of 5 species of tadpoles (*Hylarana albolabris*, *Ptychadena aequiplicata*, *Leptopelis hyloides*, *Afrixalus d. dorsalis* and *Dicroglossus occipitalis*) the neotenic larvae of 5 different species are described ; from two species of tadpoles (*Ptychadena aequiplicata* and *Dicroglossus occipitalis*), 2 species of preadult larvae and from 3 species of tadpoles (*Ptychadena aequiplicata*, *Leptopelis hyloides* and *Afrixalus d. dorsalis*)

three species of gyrodactyloide II larvae. Neotenic larvae and preadult larvae were found on tadpoles of *Ptychadena aequiplicata* and *Dicroglossus occipitalis* whereas the adult parasites living in the bladder have not been found.

- c) A. has succeeded in obtaining experimental infestations in *Ptychadena aequiplicata* and *Leptopelis hyloides*.

Trematodes

In the 7 species of trematodes studied, A. has created a new genus *Parahematoloechus* n. gen. based on REES, (1964) description of *Haematoloechus exoteriorchis* Rees, 1964.

A. also discusses certain taxonomic and chorological considerations in the genus *Mesocoelium* following the publications of FREITAS (1963) and of MAEDER, COMBES and KNOEPFFLER (1969a).

TRAVAUX CITÉS

- BAER, J.-G. 1957. Trématodes et Cestodes récoltés en Côte d'Ivoire, avec remarques sur la famille des *Dicrocoeliidae* Odhner et sur les parasites des Damans. *Revue suisse Zool.* 64 (3): 547-575.
- BALAZET, L. et J. CALLOT. 1938. Trématodes de Tunisie. I Trématodes de *Rana ridibunda* Pallas. *Archs Insts Pasteur Afr. N.* 27 (1): 18-30.
- BEVERLEY-BURTON, M. 1962. Some monogenetic trematodes from Amphibia in Southern Rhodesia including a new species, *Polystoma mashoni* sp. n., from *Bufo regularis* (Reuss). *J. Parasit.* 48 (5): 752-757.
- CHENG, T. C. 1960. Studies on the Trematode Family *Brachycoeliidae* IV. A revision of the genus *Mesocoelium* Odhner, 1911 and the status of *Pintneria* Poche, 1907. *Am. Midl. Nat.* 63 (2): 439-469.
- COMBES, C. 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris.* N. s., A, Zool. 51: 1-196.
- DOLLFUS, R.-Ph. 1929. Contribution à l'Etude de la Faune du Cameroun par Th. Monod (fasc. 2). *Helmintha I. Trematoda et Acanthocephala. Faune Colon. fr.* 3, (2): 73-114.
- DOLLFUS, R.-Ph. 1950. Trématodes récoltés au Congo Belge par le Professeur Paul Brien (mai à août 1937). *Annls Mus. r. Congo Belge, C. Zool., série V*, 1 (1): 1-136.
- EUZET, L. et C. COMBES. 1964. Sur un *Polystomatidae* (*Monogenea*), récolté à Madagascar chez *Rana mascareniensis* Duméril et Bibron. *Bull. Soc. zool. Fr.* 89 (4): 392-401.
- EUZET, L., C. COMBES et L.-Ph. KNOEPFFLER. 1966. Parasites d'Amphibiens du Gabon: *Polystomatidae* (*Monogenea*). Considérations sur la répartition géographique des *Polystomatidae* africains et malgaches actuellement connus. *Biologia gabon.* 2 (3): 215-233.

- FISCHTHAL, J.-H. and J.-D. THOMAS. 1968. Digenetic Trematodes of Amphibians and Reptiles from Ghana. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 35 (1): 1-15.
- FREITAS, J. F. T. 1963. Revisão da família Mesocoeliidae Dollfus, 1933 (Trematoda). *Mems Inst. Oswaldo Cruz* 61 (2): 177-311.
- GALLIEN, L. 1932. Sur la reproduction néoténique chez *Polystomum integerrimum* Fröl. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 194: 1852.
- GALLIEN, L. 1957. Deux espèces nouvelles de Polystomes africains. *Bull. Soc. zool. Fr.* 81: 369-374.
- GINETSINSKAYA, T. A. and A. A. DOBROVOLSKI. 1963. A new method for finding sensillae in trematode larvae and the significance of these structures in classification. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 151 (2): 460-463.
- JOHNSTON, S. J. 1912. On some trematode parasites of Australian Frogs. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 37 (142): 285-362.
- JOYEUX, Ch. et J.-G. BAER. 1928. Recherches sur les Helminthes de l'Afrique Occidentale Française. Trématodes. *Coll. Soc. Pathol. exot.* Monographie 2: 9-15.
- MAEDER, A.-M. 1969. Trématodes de Batraciens de Côte d'Ivoire. *Revue suisse Zool.* 76 (4): 903-918.
- MAEDER, A.-M., C. COMBES et L.-Ph. KNOEPFFLER. 1969a. Parasites d'Amphibiens du Gabon: *Mesocoeliidae* (Digenea). Taxonomie et chorologie du genre *Mesocoelium* Odhner, 1911. *Biologia gabon.* 5 (4): 289-303.
- MAEDER, A.-M., C. COMBES et L.-Ph. KNOEPFFLER. 1969b. Parasites d'Amphibiens du Gabon: *Plagiorchidae* et *Paramphistomatidae* (Digenea). *Biologia gabon.* 5 (4): 283-288.
- MAEDER, A.-M., C. COMBES et L.-Ph. KNOEPFFLER. 1970a. Parasites d'Amphibiens de Côte d'Ivoire: *Plagiorchidae* et *Mesocoeliidae* (Digenea). *Biologia gabon.* 4 (6): 387-393.
- MAEDER, A.-M., C. COMBES et L.-Ph. KNOEPFFLER. 1970b. Parasites d'Amphibiens de République Centrafricaine: *Plagiorchidae* et *Mesocoeliidae* (Digenea). *Biologia gabon.* 4 (6): 394-402.
- MAEDER, A.-M., L. EUZET et C. COMBES. 1970. Espèces nouvelles du genre *Polystoma* (Monogenea) en Afrique occidentale. *Z. Parasitenk.* 35: 140-155.
- MESKAL, F. H. 1970. Trematodes of Anurans from Ethiopia. *Årb. Univ. Bergen. Mat.-Naturv. Ser. I*: 5-73.
- OCHI, S. 1930. Über die Entwicklungsgeschichte von *Mesocoelium brevicecum* n. sp. *Okayama igakkai zasshi* 42 (2): 388-402. (en japonais).
- ODENING, K. 1960. Trematoda, Digenea. *Plagiorchidae* III (*Haematoloecinae*) und *Omphalometridae*. *Tierreich* 75: 1-77.
- PEREIRA, C. y R. CUOCOLO. 1940. Trematoides brasileiros do gênero « *Mesocoelium* Odhner ». *Archos. Inst. Biol. Brasil* 11 (43): 399-412.
- PRICE, E. W. 1939. North American monogenetic trematodes. IV The family *Polystomatidae* (*Polystomatoidea*). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 6 (2): 80-82.
- REES, G. 1964. Two new species of the genus *Haematoloechus* (Digenea: *Plagiorchidae*) from *Rana occipitalis* (Günther) in Ghana. *Parasitology* 54: 345-368.
- SKRJABIN, K. I. 1916. Parasitic trematodes and nematodes collected by the expedition of Prof. V. Dogiel and I. Sokolov in British East Africa (texte russe). *Brit. Vost. Afr.* 1 (4): 1-157.
- SZIDAT, L. 1932. Parasiten aus Liberia und Französisch-Guinea. II. Teil: Trematoden. *Z. Parasitenk.* 4 (3): 506-521.

- THOMAS, J. D. 1965. The anatomy, life history and size allometry of *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929. *J. Zool. Lond.* 146: 413-446.
- THURSTON, J. P. 1964. The morphology and life cycle of *Protopolystoma xenopi* (Price) Bychovsky in Uganda. *Parasitology* 54: 441-450.
- TINSLEY, R. C. (sous presse). Observations on *Polystomatidae* (Monogenoidea) from East Africa.
- VERCAMMEN-GRANDJEAN, P. H. 1960. Les Trématodes du Lac Kivu Sud (*Vermes*). *Annls Mus. r. Afr. cent.*, N. s. in 4°, Sci. zool. n° 5, 171 p.
- WALTER, G. 1858. Beiträge zur Anatomie und Histologie einzelner Trematoden. *Arch. Naturgesch.* 24 (1): 269-297.

Adresse de l'auteur :

Institut de Zoologie
Université de Neuchâtel
2000 Neuchâtel 7
Suisse

Vergleichende Untersuchungen an Schlüpfstadien von neun Pulmonaten - Arten (*Mollusca, Gastropoda*)

von

Peter ARNI *

Mit 48 Textabbildungen und Tabellen

INHALTSÜBERSICHT

I. EINLEITUNG	324
II. MATERIAL UND METHODEN
A. Aufzucht	329
B. Histologische Methoden	330
III. BESCHREIBUNG DER SCHLÜPFSTADIEN	
A. Basommatophora	
1. <i>Planorbis corneus</i>	331
2. <i>Physa acuta</i>	337
3. <i>Limnaea stagnalis</i>	342
B. Stylommatophora	
1. <i>Arianta arbustorum</i>	347
2. <i>Helix pomatia</i>	357
3. <i>Achatina reticulata</i>	361
4. <i>Arion empiricorum</i>	366

* Zoologische Anstalt der Universität Basel.

5. <i>Deroceras agrestis</i>	372
6. <i>Succinea putris</i>	377
IV. DISKUSSION	
A. Variabilität im Schlüpfstadium innerhalb der Art	386
B. Vergleich Schlüpfstadium-Adulttier	387
C. Die Mitteldarmdrüse	
1. Die Lage der Mitteldarmdrüsendifertikel	389
2. Histologische Befunde	
A. Eiklarspeicherung	391
B. Zur Histogenese der Mitteldarmdrüse	392
D. Über den Einfluss des Eiklars auf die Entwicklung	393
ZUSAMMENFASSUNG	396
RÉSUMÉ	397
SUMMARY	398
LITERATURVERZEICHNIS	398
VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN	402

I. EINLEITUNG

Entgegen den Prosobranchiern (vgl. z.B. FIORONI, 1966, 1970, 1971) sind die Opisthobranchier und Pulmonaten embryologisch relativ schlecht untersucht, sowohl in Bezug auf den Entwicklungsablauf als auch den Schlüpfzustand. In den bisherigen Untersuchungen von Pulmonaten-Ontogenesen sind vor allem die Frühentwicklung und die Genese der Organsysteme berücksichtigt worden (vgl. z.B. RABL, 1875 (Wasserpulmonaten); FOL, 1880 (*Helix*, *Limax*, *Arion*, Wasserpulmonaten); WIERZEJSKI, 1905 (*Physa*); CARRICK, 1939 (*Agriolimax*); GHOSE, 1962 ff. (*Achatina*)). Das Schlüpfstadium wurde meist kaum beachtet oder nur unpräzise beschrieben. Erst in neueren Arbeiten (WEISS, 1968 (*Deroceras*, *Arion*); CUMIN, 1972 (*Limnaea*)) ist auch das Schlüpfstadium genauer dargestellt worden.

In der vorliegenden Arbeit werden die Schlüpfstadien verschiedener Pulmonaten analysiert. Der Schlüpfzustand ist vor allem bei Avertebraten weitgehend eine Funktion der embryonalen Ernährung. Nährstoffreichtum erlaubt beispielsweise bei den Prosobranchiern ein Schlüpfen im Kriechstadium, während Formen mit wenig embryonalem Nährstoff ein freies Praeveliger- oder Veligerstadium durchmachen. Auf den ersten Blick scheint eine Untersuchung bei Pulmonaten wenig aussichtsreich, da alle Arten mit mehr oder weniger grossen Eiklarreserven ausgestattet sind. Andererseits gibt es auch bei den Prosobranchiern

mit vergleichbaren Nährstoffreserven reiche Ontogenese-Varianten und damit unterschiedliche Schlüpfstadien.

Fast alle Pulmonaten-Arten verlassen die Eihüllen als äusserlich adult-ähnliches Kriechstadium. Nach FIORONI (1966 ff) darf ihre Entwicklung jedoch nicht als „direkt“ bezeichnet werden, da die Keime wie bei allen Gastropoden einen Metamorphoseprozess durchmachen, der im Schlüpfstadium noch nicht abgeschlossen ist.

Der Pulmonatenembryo bildet in Anpassung an die weitgehend innerhalb der Eihüllen verlaufende Entwicklung und den damit verbundenen Reichtum an Deutolecith (perivitelline Flüssigkeit, Eiklar (FIORONI und PORTMANN, 1968)) besonders spezialisierte Larvalorgane aus: Aeusserlich auffällig sind die transitorische Kopfblase bei den Basommatophora, sowie die Kopf- und Fussblase bei den Stylommatophora. Sie dienen der Zirkulation der Körperflüssigkeit und vermutlich auch dem Gasaustausch mit der Umgebung (vgl. z.B. CARRICK, 1939). Die Kopfblase wird resorbiert und ist im Schlüpfstadium bereits abgebaut, während die Fussblase der Stylommatophora oft erst nach dem Schlüpfen abgeworfen wird.

Weitere larvale Bildungen transitorischer Natur sind die Urnieren, die Nuchalzellen, welche vermutlich exkretorische Funktion haben und das Velum. Dieses ist bei den Stylommatophora stark reduziert oder fällt ganz weg. Der Cilienwulst im Oesophag ist ebenfalls ein transitorisches Larvalorgan und dient zur Aufnahme der perivitellinen Flüssigkeit. Zur Verarbeitung des Eiklars wird in der frühen Embryonalzeit ein Abschnitt des Mitteldarmgebietes zum sogenannten Eiklarsack differenziert. Dieser dient zur Speicherung und Verdauung der perivitellinen Flüssigkeit. Nach den meisten Autoren wird er später in die adulte Mitteldarmdrüse einbezogen. Zum Teil wird angenommen, dass der Eiklarsack allein an der Bildung der Mitteldarmdrüse beteiligt sei (GEGENBAUR, 1851 (Stylommatophora); RABL, 1875 (Wasserpulmonaten); FOL, 1880 (*Helix*, *Limax*, *Arion*, Wasserpulmonaten); BROCK, 1886 (Stylommatophora); WIERZEJSKI, 1905 (*Physa*); CARRICK, 1939 (*Agriolimax*)). JOURDAIN (1884) beschreibt bei *Limax* neben dem sich zur Mitteldarmdrüse umbildenden Eiklarsack noch eine „glande hépatique annexe“. Nach MEISENHEIMER (1898) entsteht bei *Limax* die Mitteldarmdrüse aus zwei Magendivertikeln. Das Eiklarorgan wandelt sich später um und gliedert sich einem der beiden Divertikel an. BLOCH (1938) hat für *Limnaea*, *Planorbis* und *Physa*, GHOSE (1962) für *Achatina*, ein vollständiges Atrophieren des Eiklarsackes beschrieben. In neuerer Zeit sind diese umstrittenen Verhältnisse für einige Arten in detaillierten Arbeiten geklärt worden: WEISS (1968) zeigt für *Deroceras* und *Arion*, dass das Eiklarorgan nur einen Teil des adulten linken Mitteldarmdrüsendifertikels bildet, während der übrige Teil aus dem Magen auswächst. Der rechte Abschnitt entsteht allein aus einem Magendivertikel. CUMIN (1972) weist für *Limnaea* nach, dass entgegen der Annahme

von BLOCH der Eiklarsack zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse umgebildet wird, ähnlich wie bei *Deroceras* und *Arion*. Der Eiklarsack ist also mindestens bei diesen Arten ein partielles Larvalorgan (vgl. CUMIN; FIORONI, 1971).

PORTMANN (1925 ff) und FIORONI (1965 ff) haben in verschiedenen Arbeiten über Prosobranchier-Ontogenesen betont, dass der Reichtum an embryonalen Nährstoffen neben der starken Abänderung der Entwicklung des Mitteldarmsystems auch eine Verzögerung in der Ausbildung einzelner Organe und eine hemmende Wirkung auf die definitive Ausgestaltung der Mitteldarmdrüse zur Folge hat. WEISS und CUMIN bestätigen diese Ausführungen an den von ihnen untersuchten Pulmonaten.

In der vorliegenden Arbeit wird untersucht, welche embryonalen Merkmale die frisch geschlüpften Pulmonaten noch aufweisen und inwiefern der Metamorphoseprozess folglich im Schlüpfstadium noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden darf.

Es wird ferner versucht im Vergleich mit den bekannten Mitteldarmdrüsen-ontogenesen von *Limnaea*, *Deroceras* und *Arion* die Entwicklung der Mitteldarmdrüse bei weiteren Arten zu klären.

Schliesslich wird untersucht, welchen Einfluss die grosse Menge Deutolecith, welche in den Pulmonateneiern vorhanden ist, auf die Entwicklung der Organe hat.

Im Folgenden werden zum besseren Verständnis dieser Arbeit einige Begriffe definiert:

- Der **Schalendurchmesser** gibt die Grösse derjenigen Schalen an, deren Schalenspirale in einer Ebene liegt. **Schalenlänge** verwendet man für Schalen, deren Schalenspirale längs der Spindelachse bereits etwas auseinandergezogen ist (Abb. 1).
- Bei Pulmonaten ist die Mantel- von der Atem- oder Lungenhöhle zu sondern. Die Mantelhöhle ist die Rinne am Schalenrand, welche zwischen der Körperoberfläche und dem der Schale anliegenden Mantel besteht. Die Atemhöhle liegt im Weichkörper in der letzten Schalenwindung. Sie ist durch die Atemöffnung mit der Mantelhöhle verbunden. Die Atemhöhle entsteht unabhängig von der Mantelhöhle aus einer Einstülpung des Ektoderms (MEISENHEIMER, 1899, (*Limax*); RÉGONDEAU, 1964 und CUMIN (*Limnaea*)).
- Die Darmorgane setzen sich aus ektodermalen und entodermalen Anteilen zusammen. Ektodermal sind Mundhöhle, Pharynx, Radulatasche und Vorderdarm. Der caudale Abschnitt vom Vorderdarm kann als Kropf ausgebildet sein.

Entodermal sind Magen, Mitteldarmdrüse und Enddarm. Die Mitteldarmdrüse besteht im Schlüpfstadium wie beim adulten Tier aus zwei Divertikeln, welche dem Magen anliegen und mit ihm durch eine Öffnung verbunden sind.

Um die Beschreibung zu vereinfachen, nennen wir den meist grösseren, im Embryo ursprünglich links gelegenen Abschnitt, Mitteldarmdrüsendifertikel I, den ursprünglich rechten Abschnitt Mitteldarmdrüsendifertikel II (vgl. p. 389 ff).

Jeder Divertikel der adulten Drüse besteht aus vielen traubenartig um einen Hauptgang angeordneten Schläuchen, welche mehrfach verzweigt und ausgebuchtet sind. Die Ausbuchtungen und blinden Drüsenschläuche werden auch

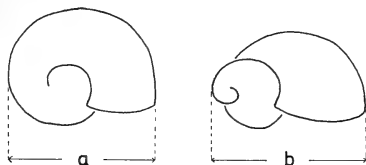


ABB. 1.

- a. Schalendurchmesser
b. Schalenlänge

Follikel genannt. Nach THIELE (1953) sind in der adulten Mitteldarmdrüse drei Zellsorten zu unterscheiden. Auch SUMNER (1965, 1966) ist zu ähnlichen Resultaten gekommen:

1. Sekretions-Resorptionszellen (SR-Zellen): Die Zellen sind meist zylindrisch; ihr Kern liegt basal oder ist bis zur Mitte vorgeschoben. Im Zellkörper sind Granula zu erkennen, welche je von einer Vakuole umgeben sind. Die Grösse der Granula variiert von Art zu Art und auch innerhalb der Art, je nach Ernährungszustand der Tiere. Am apikalen Rand der Zelle besteht ein feingranulierter Saum, welcher oft eine vertikale Streifenstruktur aufweist. Bei manchen Arten weisen die SR-Zellen einen Stäbchensaum auf (Abb. 45).
2. Kalkzellen: Sie sind durch einen grossen Kern mit deutlichem Nukleolus gekennzeichnet (Abb. 5). Sie liegen im adulten Drüsenepithel in verschiedenen Entwicklungsstadien vor. Im Stadium I sind sie zylindrisch, der noch wenig vergrösserte Kern liegt basal. Im Stadium II ist ihre Form konisch, dreieckig oder fast rund; sie sind niedriger als die SR-Zellen. Sie enthalten kleine lichtbrechende Körnchen von 2—4 μ Durchmesser, die allerdings von den Fixierlösungen meistens aufgelöst werden. Der Kern ist gross, kugelig und weist einen Nukleolus auf. Im Endstadium III enthalten die Zellen grosse Vakuolen, welche mit einer gelben Flüssigkeit und braun gefärbten Granula-ballen angefüllt sind. Das Plasma ist völlig geschwunden und der Kern ist zum Teil geschrumpft. Die Kalkzellen sind holokrin, im Gegensatz zu den merokrin SR-Zellen.

3. Aus der dritten Zellsorte, den indifferenten (undifferenzierten) Zellen, können sowohl SR-Zellen als auch Kalkzellen entstehen. Sie sind schmal und langgestreckt; ihr Plasma ist feingranuliert und der Kern ist oft lang-oval bis spindelförmig (Abb. 5).

Für die Beschreibung der Schlüpfstadien werden folgende weitere Begriffe gebraucht:

- **Eiklarzellen** enthalten grosse, mit Eiklar gefüllte Vakuolen.
- Der **Eiklarsack** ist derjenige Teil der Mitteldarmdrüse, welcher ausschliesslich aus Eiklarzellen besteht.
- Im **Mitteldarmdrüsenepithel** lassen sich junge Kalkzellen und SR-Zellen finden. Daneben kommen undifferenzierte Zellen vor und, je nach Art, mehr oder weniger Eiklarzellen.

Bei den Basommatophora bestehen beide Mitteldarmdrüsendifertikel im Schlüpfstadium aus Eiklarsack und Mitteldarmdrüsenepithel. Die Stylommatophora weisen nur einen Eiklarsack auf, welcher dem Divertikel I zugeordnet ist. WEISS (1968) hat für *Deroceras reticulatum* in ihrer Abb. 20 die Genese der Mitteldarmdrüsenzellen dargestellt: Aus den undifferenzierten Zellen können SR-Zellen, Eiklarzellen und Kalkzellen entstehen. Die Eiklarzellen werden am Ende der Embryonalperiode und in der ersten postembryonalen Zeit zu SR-Zellen umgewandelt. Für die vorliegende Arbeit sind die von WEISS dargestellten Umwandlungsstadien von Eiklarzellen in SR-Zellen wichtig, da sie auch bei andern Pulmonaten vorkommen. In der Abbildung von WEISS sind die für uns wichtigen Stadien mit b.), c.), m.), l.) und e.) bezeichnet. Die übrigen Stadien sind für diese Arbeit unwichtig. Wir übernehmen die Bezeichnungen von WEISS, da sie einen leichten Vergleich mit ihrer Darstellung erlauben. Die Eiklarzelle im Stadium b.) enthält eine einheitliche riesige Vakuole. Im Stadium c.) sind neben der grossen Vakuole mehrere kleine Randvakuolen entstanden. Im darauffolgenden Stadium m.) ist die Zahl der Randvakuolen auf Kosten der grossen Vakuole vermehrt. Das Stadium l.) weist mehrere ungefähr gleiche kleine Vakuolen auf. Im darauffolgenden Stadium e.) enthält die nun fast fertig ausdifferenzierte junge SR-Zelle viele Granula.

Die definitive Niere der meisten Basommatophora mündet ohne Ausbildung eines von der Niere getrennten Harnleiters direkt in die Atemhöhle. Die Niere besteht aus einem exkretorischen Teil, der Urinkammer, und einem ausführenden Teil. Die Stylommatophora weisen einen von der Niere getrennten Harnleiter, den Ureter, auf, welcher vom Nierenporus zum Atemloch führt. Denjenigen Teil des Ureters, welcher der Niere anliegt, nennt man primären Ureter, den übrigen Teil sekundären Ureter.

In der Beschreibung der Schlüpfstadien wird als Hauptvertreter für die Basommatophora *Planorbis* dargestellt. *Physa* und *Limnaea* zeigen ähnliche Verhältnisse. Die Stylommatophora weisen zwischen den Familien grössere Unterschiede auf als die Basommatophora. Jede der untersuchten Arten, welche eine Familie repräsentiert, wird darum genauer dargestellt. Bei den Heliciden sind zwei Arten untersucht worden. Hier wird *Arianta* detaillierter beschrieben, weil sie leichter zu züchten ist, und sich für histologische Untersuchungen besser präparieren lässt als *Helix*.

Herrn Prof. Dr. P. Fioroni danke ich herzlich für die Leitung der Arbeit.

Ebenso gilt mein Dank Frl. E. Banderet für die Ratschläge bei der Herstellung der Präparate und Herrn Dr. R. Cumin, welcher mir beim Einsammeln und Züchten der Schnecken behilflich gewesen ist.

II. MATERIAL UND METHODEN

A. AUFGUCHT

Zur Untersuchung gelangten drei Arten aus der Ordnung der Basommatophora und sechs Arten aus der Ordnung der Stylommatophora:

Basommatophora *Planorbis corneus* L.

Physa acuta Drap.

Limnaea stagnalis L.

Stylommatophora *Arianta arbustorum* (*Arianta* (Leach), *Helicigona* (Fér.))

Helix pomatia L.

Achatina reticulata Pfr.

Arion empiricorum Fér.

Deroceras agrestis L.

Succinea putris L.

Adulte Schnecken wurden in der Region von Basel eingesammelt. Achat-schnecken wurden uns freundlicherweise vom Zoologischen Garten Basel geschenkt. Die Basommatophora wurden in Glasaquarien ohne Bepflanzung bei 25° C gehalten. *Succinea* wurde bei gleicher Temperatur in ein Aquarium mit teils sand-, teils wasserbedecktem Boden gebracht. *Achatina* und *Helix* lassen sich ebenfalls bei 25° C in Gefässen, deren Boden mit einer feuchten Erdschicht bedeckt ist, züchten. *Arion*, *Arianta* und *Deroceras* wurden in Gefässen mit feuchter Erde am Boden bei Zimmertemperatur von 19°—22° C gehalten (vgl. p. 330).

Die Wasserpulmonaten und *Succinea* legen ihre Eier in Gallerte eingepackt ab. Die Eier von *Physa*, *Limnaea* und *Succinea* können leicht von der Gallerthülle

befreit werden. Sie wurden nach der Methode von Raven (Utrecht) in Petri-Schalen auf einem schmalen Agar-Agar-Band, welches mit destilliertem Wasser feucht gehalten wird, bei 25° C aufgezogen (vgl. CUMIN). Die leicht verletzbaren Eier von *Planorbis* können nur schlecht von ihrer zähen Gallerthülle befreit werden und entwickeln sich nachher nicht normal. Gute Aufzuchtergebnisse erhält man, wenn man den ganzen Laich auf ein Agar-Agar-Band bringt, oder wenn man die Laiche sich in einem kleinen, mit Wasser gefüllten und belüfteten Gefäss bei 25° C entwickeln lässt.

Die Eier von *Helix* wurden ebenfalls bei 25° C aufgezogen. Da sie bei zu grosser Feuchtigkeit verpilzen und absterben, wurden sie in ein mit feuchtem Sand gefülltes Gefäss gebracht. Kurz vor dem Schlüpfen der Jungtiere wurden sie in die Mitte einer trockenen Petri-Schale gelegt und mit feuchtem Filterpapier umgeben, so dass die Eier selbst trocken blieben. Mit den Eiern von *Achatina* wurde ähnlich verfahren, nur muss man sie auf feuchtes Filterpapier legen, da die harte Eischale auf Trockenheit sehr empfindlich ist.

Die Eier von *Arianta*, *Arion* und *Deroceras* konnten weder auf Agar-Agar noch in feuchtem Sand bei 25° C zu vollständiger Entwicklung gebracht werden. Ihre optimale Entwicklungstemperatur liegt tiefer. Die Gelege dieser Arten wurden in ein grosses, mit feuchtem Sand gefülltes Gefäss gebracht (nach SCHÖTTLI, 1970) und bei Zimmertemperatur von 19°–22° C aufgezogen. Kurz vor dem Schlüpfen der jungen Schnecken wurden die Gelege herausgenommen und wie die Eier von *Helix* in eine trockene Petri-Schale gebracht und mit einem Ring aus feuchtem Filterpapier umgeben. Die Aufzucht im Sandbecken gewährt gute Durchlüftung, relativ konstante Feuchtigkeit und geringe Temperaturschwankungen.

Die beschriebene Zuchtmethode hat für *Helix* eine wesentlich kürzere Entwicklungszeit ergeben, als sie in der Literatur (vgl. KÜNKEL, 1916) beschrieben ist (Tab. II). 25° C ist für *Helix* offenbar eine sehr günstige Entwicklungstemperatur.

B. HISTOLOGISCHE METHODEN

Die frisch geschlüpften Tiere wurden vor dem Fixieren mit Kokain gelähmt, um ein starkes Zurück- oder Zusammenziehen zu verhindern. Als Fixiermittel eigneten sich: wässriger Bouin, Sublimat-Eisessiggemisch nach CARRICK (1 ml Eisessig auf 20 ml gesättigte Sublimatlösung), Cobaltnitrat-Sublimat nach da Fano und Susa nach Heidenhain. Formol hat sich für *Achatina* ebenfalls gut bewährt. Die Fixierungsdauer betrug je nach Grösse des Schlüpfstadiums 5 bis 24 Stunden. Die Tiere wurden in Paraplast eingebettet und mit dem Schlittenmikrotom geschnitten. Die Schnittdicke betrug 5 und 7 μ .

Um die Zersplitterung der Eiklar enthaltenden Teile der Tiere zu verhindern, wurde die Schnittfläche des eingespannten Blockes vor jedem Schnitt mit einem von Seifenwasser durchtränkten Wattebausch befeuchtet. Folgende Färbemethoden wurden benützt: Saures Hämalaun (nach Mayer) mit Benzopurpurin, Eosin, oder Orange G als Gegenfärbung, Azan, Hämatoxylin-Eosin-Lichtgrün (Prenant) und die PAS-Methode (Mod. Anat. Basel). Die Präparate wurden mit Eukitt eingedeckt. Da beim Überführen der Schnitte in Eukitt über Xylol die Eiklar enthaltenden Teile der Tiere oft zerstört werden, wurden einzelne Präparate nur mit wässrigen Farbstoffen gefärbt (Saures Hämalaun, als Gegenfärbung Eosin oder Benzopurpurin in wässriger Lösung) und mit Glycerin-Gelatine eingedeckt. Diese Methode ergibt oft viel besser erhaltene Eiklarzellen. Zur Herstellung der räumlichen Darstellungen der Schlüpfstadien wurden Schnittserien mit Hilfe eines Zeichentubus oder eines Mikroansatzes zum Leitz-Prado Diaprojektor auf Kalkpapier übertragen. Die plastischen Darstellungen sind das Ergebnis dieser Methode, die durch Beobachtungen an lebenden und seziierten Tieren ergänzt wurde. Die Abbildungen von Schnitten wurden mit Hilfe eines Zeichentubus zum Wild M11 Mikroskop hergestellt.

III. BESCHREIBUNG DER SCHLÜPFSTADIEN

A. BASOMMATOPHORA

1. *Planorbis corneus* (Planorbidae)

a. *Außenform*

Schale : Sie ist linksgewunden. Ihr Durchmesser beträgt 0,68 mm, sie zählt eine Windung. Ihre Oberfläche ist quer profiliert.

Weichkörper : Er weist noch nicht adulte Proportionen auf. Der Fuss reicht nicht bis zum Ende der Schale. Die Fühler sind stumpf und kurz, an ihrer Basis liegen die Augen. Eine Podocyste (Fussblase) ist nicht vorhanden (Abb. 2).

b. *Organe*

Darmorgane : Die Mundhöhle ist kurz. Der Kiefer besteht aus einer rechteckigen Platte; er ist am Pharynxdach befestigt und bedeckt dieses im cephalen Teil. Im Pharynxdach sind medial zwei nebeneinanderliegende, bewimperte, längsverlaufende Zellreihen vorhanden. Die Radula ist im Prinzip wie beim Adulttier gebaut, sie ist jedoch kleiner. Der Oesophag besteht aus einem einschichtigen Epithel mit kubischen Zellen von ca. $7,5 \mu$ Höhe. Ihre Zellkerne liegen basal; darüber sind Vakuolen vorhanden. Am apikalen Zellrand findet man eine dichte, granulierte Plasmaschicht. Im cephalen Teil ist der Oesophag bewimpert,

während der caudale Teil meist keine Bewimperung zeigt. Über dem mittleren Abschnitt des Oesophags liegt die paarige Speicheldrüse. Ihre beiden Teile sind caudal verwachsen. Die Zellen der Speicheldrüse sind ovoid; sie messen im

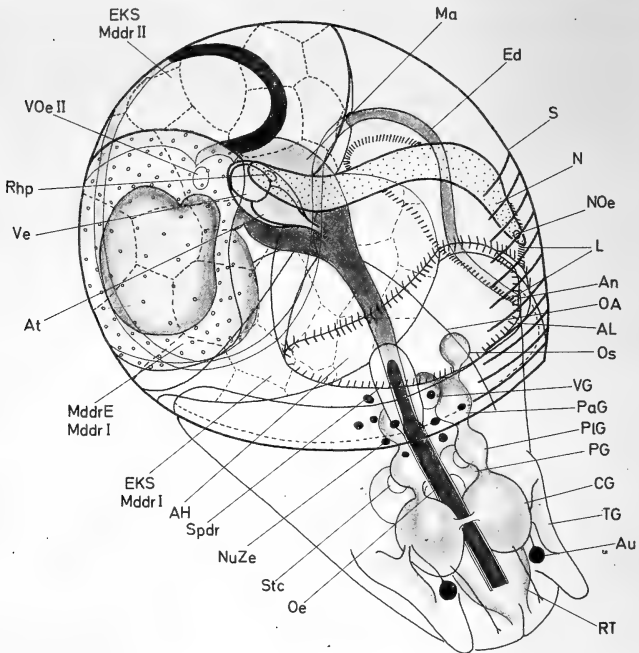


ABB. 2.

Planorbis corneus

Schlüpfstadium, Schalenlänge: 0,68 mm.

Durchmesser 30 auf 15 μ . Der Zellkörper ist von vielen kleinen Vakuolen durchsetzt. Die Kerne sind rund; ihr Durchmesser beträgt ca. 9 μ . Die grössten Zellen sind caudal zu finden. Die Ausführgänge bestehen aus einschichtigem kubischem Epithel. Sie führen rechts und links dem Oesophag anliegend in den Pharynx. Der Magen ist aus einem einschichtigen Zylinderepithel aufgebaut, welches von mehreren Schichten von Muskelzellen umgeben ist. Die Höhe des Zylinder-

epithels beträgt 13—14 μ . Seine runden bis ovoiden Zellkerne messen ca. 5 μ Durchmesser und liegen basal oder in der Mitte der Zelle. Am apikalen Zellrand ist das Plasma dicht und fein granuliert. Der Enddarm verlässt den Magen caudal; er führt nach dorsal und cephal. Unter der dorsalen Schalenwand biegt er nach links und führt der Schale anliegend wieder nach caudal ventral. Dann beschreibt er im linken Körperteil zwei Schleifen und mündet ventral der Atemöffnung nach aussen. Bei einigen der untersuchten Tiere ist die Afteröffnung noch geschlossen. Sie bildet sich offenbar gerade im Schlüpfstadium. Entsprechend der linksgewundenen Schale liegen Anus und Atemöffnung auf der linken Seite des Tieres.

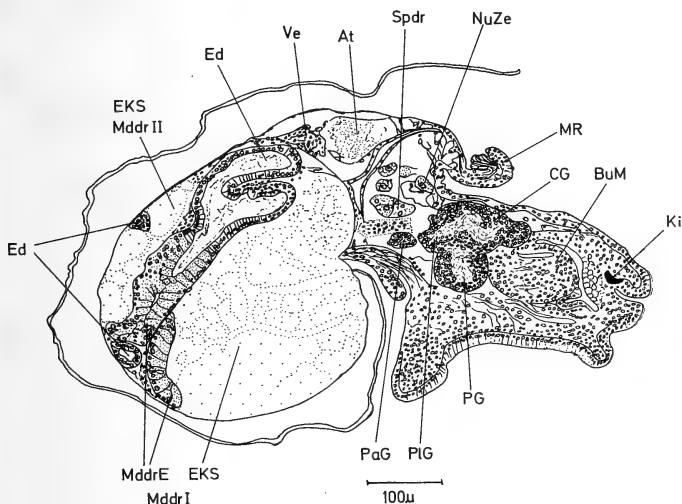


ABB. 3.

Planorbis corneus
 Sagittalschnitt.

Der Enddarm besteht in Magennähe aus kubischen Zellen von ca. 6 μ Höhe; in der Anusregion sind seine Zellen etwas erhöht. Er ist in seiner ganzen Länge bewimpert.

Die Mitteldarmdrüse setzt sich im Schlüpfstadium aus zwei sackartigen Abschnitten zusammen, zwischen die der Magen eingebettet ist. Da *Planorbis* eine linksgewundene Schnecke ist, finden wir den grösseren Mitteldarmdrüsendivertikel I auf der rechten Seite des Magens. Er füllt den inneren Teil der Schale

aus, ist links vom Magen und caudal vom Mitteldarmdrüsendifertikel II begrenzt. Der Divertikel I besteht aus Eiklarsack und Mitteldarmdrüsenepithel.

- Der Eiklarsack bildet den grösseren cephalen Abschnitt. Er besteht aus einer Schicht grosser Eiklarzellen von 100—110 μ Durchmesser. Oft ist ihre grosse Vakuole in wenige kleinere aufgeteilt. Die Zellkerne sind in eine basale Ecke der Zelle gedrängt. Der Eiklarsack enthält nur ein kleines Lumen. Seine Zellen nehmen gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu etwas an Grösse ab. Caudal ist der Eiklarsack offen, er grenzt dort an das Mitteldarmdrüsenepithel (Abb. 4).

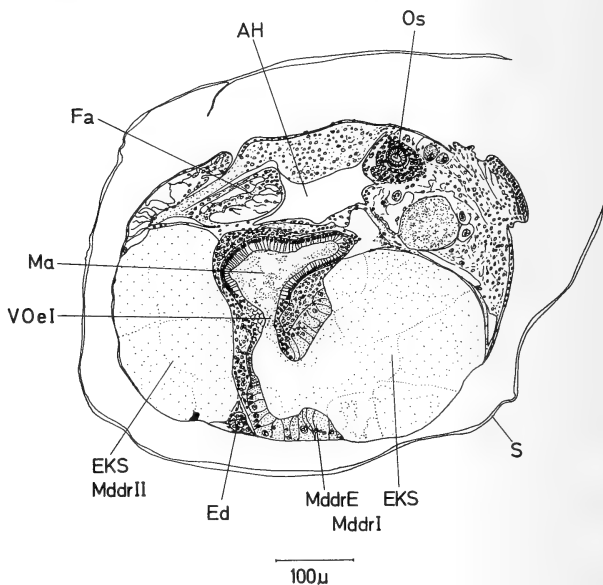


ABB. 4.

Planorbis corneus
Frontalschnitt.

- Dieses bildet einen Beutel mit trichterförmiger Öffnung, welche gegen cephal gerichtet ist. Der Rand der Öffnung berührt die caudalen Randzellen des Eiklarsackes (Abb. 3, 4). Das Mitteldarmdrüsenepithel ist einschichtig; es enthält ein mit Eiklar gefülltes Lumen. In seinem Epithel sind die verschiedenen Zelltypen der adulten Drüse bereits zu erkennen. Man findet häufig junge

SR-Zellen. Sie gleichen den von WEISS für *Deroceras* beschriebenen Stadien 1.) und e.). Ihre Zellhöhe beträgt 27—30 μ ; die basalen ca. 6 μ durchmessenden Kerne sind rund. Daneben sind junge Kalkzellen anzutreffen. Sie sind am grösseren Kern (Durchmesser ca. 9 μ) zu erkennen. Über dem Kern sind eine bis zwei Vakuolen zu beobachten, welche oft einen kugeligen Einschluss enthalten. Man findet auch Kalkzellen, die noch keine Vakuole besitzen. Neben diesen beiden Zellsorten sind kleine undifferenzierte Zellen vorhanden, deren Kerne etwa 6 μ Durchmesser aufweisen (Abb. 5). Der Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack ist nicht kontinuierlich. Das Drüsenepithel stösst dort an kleinere Eiklarzellen, deren Höhe ca. 60 μ und deren Breite 75—90 μ beträgt (Abb. 5).

Eine runde Öffnung von ca. 30 μ Durchmesser im caudalen rechten Teil des Magens stellt die Verbindung zum Mitteldarmdrüsenepithel her (Abb. 4). Das Zylinderepithel des Magens schliesst an dieser Stelle an das Drüsenepithel an. Den Übergang bilden undifferenzierte Zellen.

Der Mitteldarmdrüsendifertikel II wird cephal vom Divertikel I, dem Magen und der Atemhöhle, caudal, dorsal und ventral von der Schale begrenzt (Abb. 4). Er besteht hauptsächlich aus Eiklarzellen, deren Durchmesser bis 90 μ beträgt. Ein Lumen ist nicht vorhanden. Im Magen, beim Abgang des Enddarmes, besteht eine kleine ovale Öffnung, welche die Verbindung zum Divertikel II bildet. Um diese Öffnung herum sind wenige undifferenzierte kubische Zellen von ca. 9 μ Höhe vorhanden. Im Divertikel II finden sich noch keine ausdifferenzierten Drüsenzellen.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind im Schlüpfstadium völlig abgebaut. Die definitive Niere besteht aus einem leicht S-förmig gebogenen Rohr, welches der dorsalen Schalenwand anliegt. Im rechten, exkretorischen Teil besteht sie aus einschichtigem kubischem Epithel von ca. 12 μ Höhe. Die Zellen enthalten 1—2 Vakuolen, ihre Kerne sind rund, liegen basal und messen ca. 6 μ Durchmesser. Selten sind in den Vakuolen Exkretgrana zu beobachten. Cephal der linken Knickstelle sind die Zellen etwas erhöht, die Kerne liegen in der Mitte. Die Zellen enthalten mehrere unregelmässig geformte kleine Vakuolen. Dieser Abschnitt bildet den ausführenden Teil der Niere. Um die Mündungsstelle in die Atemhöhle besteht eine kleine Papille. Ihre Zellen sind deutlich vom Nierengewebe zu unterscheiden. Sie sind niedriger und enthalten keine Vakuolen.

Nuchalzellen: Sie liegen im Bindegewebe verteilt dorsal von den Pleural- und Parietalganglien. Sie sind ellipsoid, ihr grösserer Durchmesser beträgt 17—25 μ . Die Zellkerne sind rund, liegen zentral und messen 7—8 μ Durchmesser. Die Nuchalzellen enthalten mehrere Vakuolen, welche oft anfärbbare Einschlüsse aufweisen (Abb. 6).

Herz und Atemhöhle: Das Herz befindet sich ventral dem rechten Ende der Niere. Der Ventrikel liegt caudal, das Atrium cephal. Der Ventrikel ist aus einer dicken Schicht kurzer Muskelzellen gebildet. Das Atrium ist sehr dünnwandig.

Die Atemhöhle enthält im Dach Blutlakunen. Mit einer Wand ausgestattete Gefässe sind noch nicht ausgebildet. Ihre Öffnung in die Mantelhöhle besteht in einem grossen Spalt auf der linken Seite. Von der Mitte des Atemspaltes

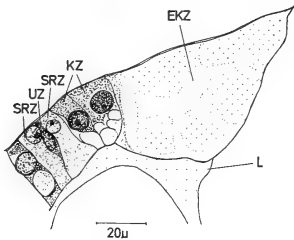


ABB. 5.

Planorbis corneus
Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-
Eiklarsack. L: Lumen, mit Eiklar gefüllt.

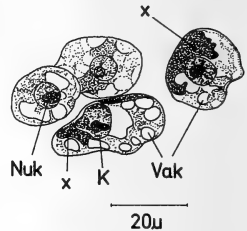


ABB. 6.

Planorbis corneus
Nuchalzellen. x:
mit Kernfarbstoffen anfärbbare Region.

verläuft am Boden der Atemhöhle eine bewimperte Leiste gegen caudal, biegt dann nach dorsal und führt am Dach der Atemhöhle wieder nach cephal zum Atemspalt.

Ganglien: Alle Ganglien sind deutlich ausgebildet. Sie sind im Verhältnis zur Länge des Tieres bedeutend grösser als beim Adulttier. Man unterscheidet je zwei Buccal-, Cerebral-, Pedal-, Pleural- und Parietalganglien und ein Visceralganglion. An der Basis der Tentakel ist je ein Tentakelganglion zu beobachten, welches mit dem entsprechenden Cerebralganglion verbunden ist. Das Osphradialganglion umgibt das Osphradium und ist noch klein. Durch ein dickes Konnektiv ist es mit dem linken Parietalganglion verbunden. In den Ganglien des Schlundringes lassen sich Zellen mit Kernen von 9μ Durchmesser neben solchen deren Kerne 6μ messen unterscheiden. Über die Bedeutung dieses Unterschiedes ist nichts bekannt.

Sinnesorgane: Die Augen bestehen aus einem Bläschen, welches aus einer Schicht Zellen von ca. 6μ Höhe aufgebaut ist. Im apikalen Teil der Zellen sind braune Pigmentkörner vorhanden. Auf der Aussenseite der Augen liegt die Cornea, in welcher die Zellen keine Pigmentkörner enthalten. Im Zentrum des Augenbläschens liegt die Linse. Sie entsteht durch Sekretion und ist daher azellulär.

Die Tentakel zeigen an der Basis je eine Zone mit erhöhter Epidermis. Darunter liegt das Tentakelganglion.

Zwischen Atem- und Mantelhöhle, dorsal vom linken Parietalganglion, befindet sich das Osphradium. Es besteht aus einem Bläschen von ca. $24\ \mu$ Durchmesser, welches durch einen kurzen Gang mit der Mantelhöhle verbunden ist. Bläschen und Gang sind einschichtig; sie sind aus Zellen von ca. $7,5\ \mu$ Höhe aufgebaut. Die Zellkerne liegen basal, apikal sind eine bis zwei Vakuolen vorhanden. Das Bläschen wird vom Osphradialganglion umgeben (Abb. 7).

Die Statocysten liegen dorsal den Pedalganglien an.

Gonaden: Im Schlüpfstadium ist nur die Oviduktanlage zu erkennen (Abb. 2). Sie beginnt rechts ventral vom Magen, führt unter diesem durch nach links und biegt gegen cephal ab. Sie folgt der linken Körperwand ein kurzes Stück nach cephal und endet dann blind im Bindegewebe. Die Oviduktanlage liegt als dünner Schlauch vor, welcher aus einem einschichtigen kubischen Epithel von ca. $6\ \mu$ Höhe besteht.

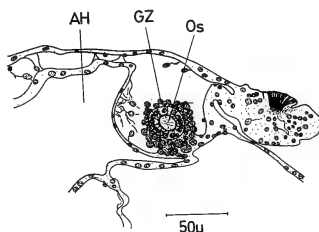


ABB. 7.

Planorbis corneus
Osphradium (Sagittalschnitt).
GZ: Ganglienzellen.

2. *Physa acuta* (Physidae)

a. Aussenform

Schale: Sie ist linksgewunden und zählt 1 Windung. Ihre Länge beträgt 0,72 mm.

Weichkörper: Er hat adultähnliche Proportionen. Der Fuss läuft caudal in eine Spitze aus und ragt über das Schalenende hinaus. Eine Podocyste ist nicht vorhanden. Die Fühler sind spitz. An ihrer Basis liegen die Augen (Abb. 8).

b. Organe

Darmorgane: Mundhöhle und Pharynx sind ähnlich gebaut wie bei *Planorbis*. Die beiden auffallenden cilientragenden Zellreihen im Pharynxdach sind jedoch nicht vorhanden. Der Kiefer ist klein, seine Höhe beträgt ca. $6\ \mu$. Die Radula ist entsprechend derjenigen von *Planorbis* gebaut. Der Oesophagus besteht aus einem einschichtigen Zellrohr, welches sich cephal beim Eintritt in den Pharynx verbreitert. Caudal geht er kontinuierlich breiter werdend in den Magen über. Seine Zellen sind kubisch, ihre Höhe beträgt $7-8\ \mu$. Sie tragen Wimpern. Die Speicheldrüse ist paarig; caudal sind ihre beiden Teile verwachsen. Sie besteht aus Zellen

von ca. $10\ \mu$ Durchmesser, welche eine bis zwei Vakuolen enthalten. Daneben sind Zellen ohne Vakuolen von $4\text{--}5\ \mu$ Durchmesser zu beobachten, welche möglicherweise eine Vorstufe der grösseren Zellen darstellen.

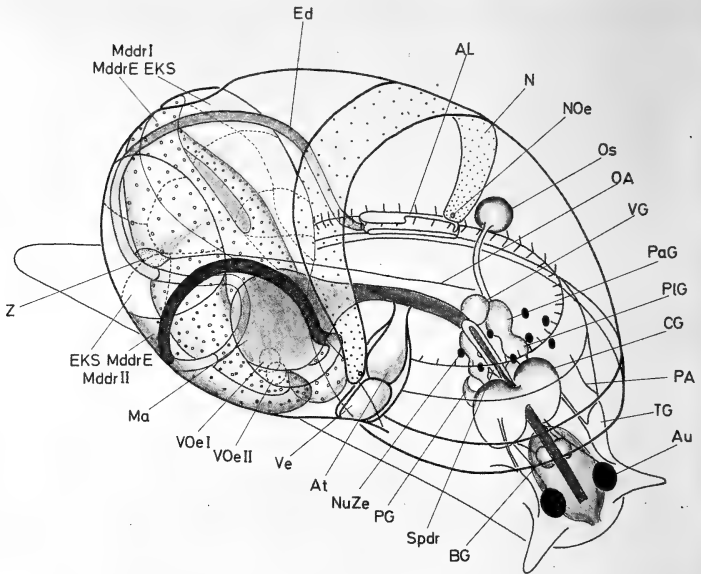


ABB. 8.

Physa acuta

Schlüpfstadium, Schalenlänge: 0,72 mm.

Der Magen liegt in der rechten Hälfte des Tieres. Er ist aus einschichtigem kubischem Epithel gebildet; an dieses sind eine bis zwei Schichten Muskelzellen angelagert. Die Magenzellen messen ca. $7,5\ \mu$ Höhe, ihre Kerne liegen basal und haben einen Durchmesser von $3\text{--}4\ \mu$. Das Plasma ist am apikalen Rand der Zelle dichter als im übrigen Zellkörper. Der Enddarm verlässt den Magen ventral, führt ein kurzes Stück nach cephal und biegt dann nach dorsal und rechts um. Der rechten Schalenwand anliegend, beschreibt er einen Bogen nach dorsal caudal und wieder nach ventral. Er steigt dann wieder nach dorsal auf, führt auf

die linke Körperseite und nach cephal, wo er im caudalen Teil des Atemloches nach aussen mündet. Der Enddarm besteht aus einer Zellschicht; sein Durchmesser beträgt ca. $18\ \mu$. Er besitzt kubisches Epithel, dessen Höhe $3\text{--}5\ \mu$ misst. In der Nähe des Magens ist er bewimpert.

Die Mitteldarmdrüse gliedert sich wie bei *Planorbis* in zwei Divertikel. Beide bestehen aus einem Rest Eiklarsack und aus Mitteldarmdrüsenepithel. Der

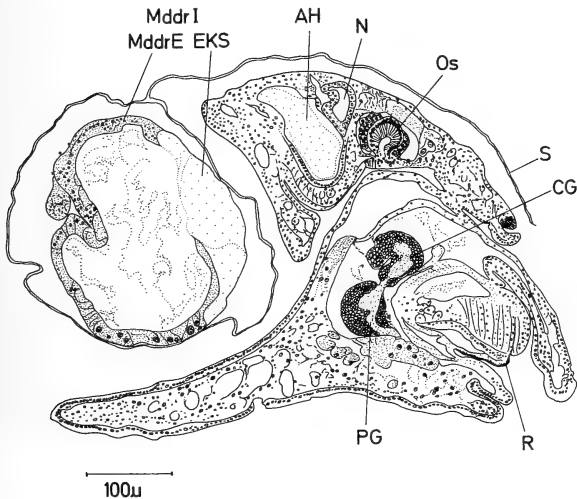


ABB. 9.

Physa acuta
Sagittalschnitt.

grössere Divertikel I liegt in der linken Hälfte des Tieres. Er wird rechts vom Magen und vom Divertikel II, caudal und links von der Schale begrenzt (Abb. 10). Seinen cephalen Teil bildet der Rest des Eiklarsackes.

- Dieser besteht aus $15\text{--}20$ Zellen von $45\text{--}50\ \mu$ Durchmesser. Die Kerne sind flach und liegen basal. Der Eiklarsack enthält kein Lumen.
- Caudal schliesst das Mitteldarmdrüsenepithel an den Eiklarsack an (Abb. 9). Es bildet einen Beutel, welcher gegen den Eiklarsack eine Öffnung aufweist. Die drei bei der Drüse von *Planorbis* beschriebenen Zellsorten sind auch hier zu unterscheiden: Die jungen SR-Zellen sind ca. $20\ \mu$ hoch. Ihre basalen

Kerne messen $6\ \mu$ Durchmesser. Der Zellinhalt ist fein granuliert. Manchmal ist am apikalen Zellrand das für SR-Zellen typische schmale gestreifte Band zu erkennen.

Kalkzellen enthalten Kerne von ca. $7\ \mu$ Durchmesser. Die Kerne liegen im basalen Drittel der Zellen. Apikal weisen die Kalkzellen 1–6 Vakuolen mit kugeligen Einschlüssen auf. Basal des Kernes sind oft ungefärbte Vakuolen vorhanden.

Undifferenzierte Zellen sind vor allem in der Nähe von Kalkzellen zu beobachten. Ihre Kerne messen $4\text{--}5\ \mu$ Durchmesser. Der Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack verläuft nicht kontinuierlich. Die Randzellen des Drüsenepithels sind etwas erhöht. Ihre Höhe beträgt um $35\ \mu$, während die übrigen Zellen etwa $27\ \mu$ hoch sind. Die Zellen des Eiklarsackes nehmen gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu etwas an Grösse ab. Die Randzellen, welche an das Drüsenepithel angrenzen, enthalten kein kompaktes Eiklar in den Vakuolen; der Inhalt ist locker und fädig. Ihre Zellhöhen variieren zwischen $20\text{--}60\ \mu$. Die Kerne sind länglich und liegen basal. Bei Tieren, deren Eiklarsack im Schlüpfstadium noch grösser ist als oben beschrieben, sind die Randzellen ähnlich gebaut wie bei *Planorbis*.

Im ventralen linken Teil des Magens besteht eine runde Öffnung, welche die Verbindung zum Divertikel I herstellt. Das Magenepithel geht dort kontinuierlich in die Mitteldarmdrüse über.

Der Mitteldarmdrüsendifertikel II liegt caudal vom Magen der rechten Schalenwand an. Der Eiklarsack bildet den dorsalen Teil, während der ventrale Abschnitt aus Drüsenepithel besteht (Abb. 10). Die histologischen Verhältnisse sind gleich wie beim Divertikel I.

Im Gegensatz zu *Planorbis* ist bei *Physa* in beiden Mitteldarmdrüsenabschnitten ausdifferenziertes Epithel vorhanden.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind im Schlüpfmoment abgebaut. Die definitive Niere zieht von rechts nach links, der Schale anliegend, quer über die Atemhöhle. Durch den Renopericardialis ist sie an ihrem rechten Ende mit dem Herzbeutel verbunden. Die Niere besteht aus einem einschichtigen Rohr. Ihr rechter und mittlerer Teil ist gewunden, der linke Drittel verläuft gerade. Im gewundenen Teil sind ihre Zellen kubisch; sie messen ca. $5\ \mu$ Höhe. Die Kerne liegen am Rand der Zelle, in der Mitte oder apikal, selten basal, und messen bis $3\ \mu$ Durchmesser. Die Zellen werden von grossen Vakuolen fast ganz ausgefüllt. Exkretgrana sind nicht vorhanden (ev. fixierbedingt). Der gerade und ausführende Teil ist ähnlich gebaut wie bei *Planorbis*.

Nuchalzellen: Sie liegen im Bindegewebe verteilt dorsal der Ganglien. Die Nuchalzellen sind ovoid, ihr grösserer Durchmesser beträgt ca. $22\ \mu$. Die äussere

Region lässt sich mit Kernfarbstoffen anfärben, während man innen Plasmafärbung beobachtet. Es sind mehrere kleine Vakuolen vorhanden.

Herz und Atemhöhle: Das Herz liegt auf der rechten Körperseite cephal von der Niere der Schale an. Ventral befindet sich der Ventrikel, dorsal das Atrium.

Die Atemhöhle enthält wie bei *Planorbis* nur im Dach Blutlakunen.

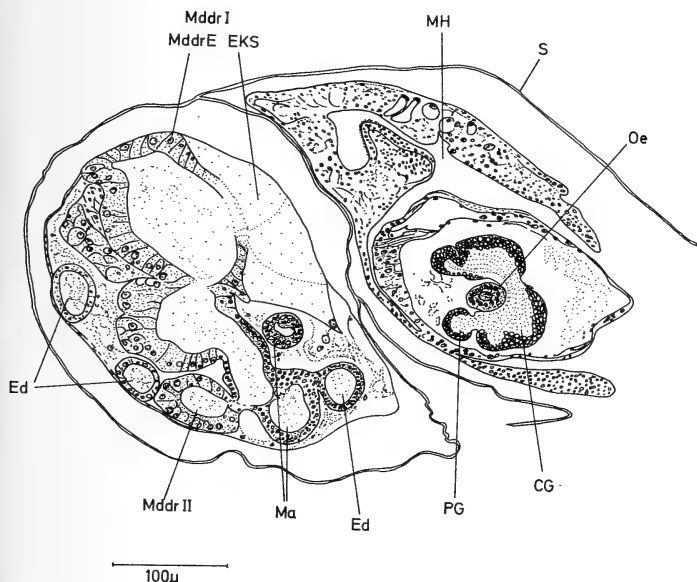


ABB. 10.

Physa acuta
Frontalschnitt.

Ganglien: Wie bei *Planorbis* sind alle Ganglien deutlich ausgebildet. Im Verhältnis zur Körperlänge sind sie auch hier sehr gross. Die Kerne der Ganglienzellen messen 5–6 μ Durchmesser. Die Grössenunterschiede der Kerne sind geringer als bei *Planorbis*.

Sinnesorgane: Die Augen sind ähnlich gebaut wie bei *Planorbis*. Sie messen ca. 36 μ Durchmesser. Die Retinazellen sind ca. 10 μ hoch. Die Zellen der Cornea messen ca. 1,5 μ Höhe.

Die Tentakel weisen einen ähnlichen Bau wie bei *Planorbis* auf. Das Osphradium liegt zwischen Mantel- und Atemhöhle cephal der Niere auf der linken Seite des Tieres. Bau und Innervierung sind gleich wie bei *Planorbis*.

Gonaden: Es sind Zwitterdrüse, Zwittergang, Ovidukt- und Penisanlage zu erkennen (Abb. 8).

Die Zwitterdrüse liegt zwischen der caudalen Schalenwand und dem Mitteldarmdrüsendifertikel I, links vom letzten aufsteigenden Abschnitt des Enddarmes. Sie ist ca. $30\ \mu$ lang und $28\ \mu$ breit und besteht aus Zellen mit grossen Kernen (Durchmesser ca. $8\ \mu$) und granuliertem Plasma ohne Vakuolen. Sie ist von einer dünnen Schicht Bindegewebe umgeben (Abb. 11). Von ihr führt der Zwittergang links neben dem Magen vorbei nach cephal in die Oviduktanlage. Er besteht aus einem lumenlosen Zellstrang, welcher von länglichen Zellen gebildet wird. Die Oviduktanlage, ein dünnes Rohr von ca. $10\ \mu$ Durchmesser, verläuft weiter nach cephal und endet dorsal vom Visceralganglion blind im Bindegewebe. Ihr einschichtiges Epithel ist ca. $4\ \mu$ hoch. Die Penisanlage mündet caudal vom linken Tentakel nach aussen. Sie besteht aus einem kurzen Rohr, welches bis zum linken Cerebralganglion zu verfolgen ist. Im caudalen Teil misst das einschichtige Rohr $15\text{--}20\ \mu$ Durchmesser. Es verjüngt sich gegen die Mündung, wo der Durchmesser noch etwa $8\ \mu$ beträgt.

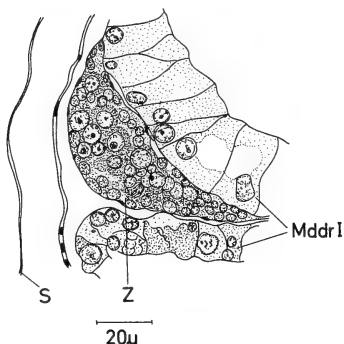


ABB. 11.

Physa acuta

Zwitterdrüse (Frontalschnitt).

3. *Limnaea stagnalis* (Limnaeidae)

a. Aussenform

Schale: Die Schale ist rechtsgewunden. Sie zählt $1\frac{1}{2}$ Windungen; ihre Länge beträgt 1,3 mm.

Weichkörper: Seine Proportionen sind adultähnlich (Abb. 12).

b. Organe

Darmorgane: Der ca. $12\ \mu$ hohe Kiefer trennt die kurze Mundhöhle vom Pharynx. Dieser ist unbewimpert. Der Vorderdarm lässt sich in Oesophagus und Kropf gliedern. Der Oesophagus besteht aus einschichtigem Epithel; seine Zellen

messen ca. $10\ \mu$ Höhe und $6\ \mu$ Breite. Bei manchen der untersuchten Tiere ist er noch bewimpert. Das Epithel des Kropfes misst ca. $10\ \mu$ Höhe und ist immer unbewimpert.

Die im Gegensatz zu *Planorbis* und *Physa* unpaare Speicheldrüse umgibt den caudalen Teil des Oesophags. Sie weist ähnliche Zellen auf wie diejenige von

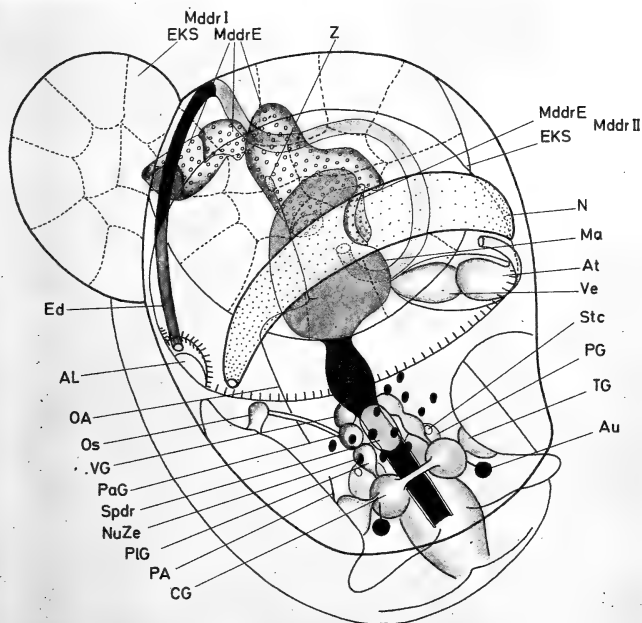


ABB. 12.

Limnaea stagnalis

Schlüpfstadium (nach CUMIN, verändert), Schalenlänge: 1,3 mm.

Physa. Die Speicheldrüse besitzt zwei Ausführungsgänge, welche links und rechts dem Oesophag anliegend in den Pharynx führen. Nach CUMIN wird die Speicheldrüse paarig angelegt. Sie entsteht am 7. Embryonaltag aus zwei Ausstülpungen des Buccalteils der Mundhöhle.

Der Magen besteht aus einschichtigem Zylinderepithel von ca. $12\ \mu$ Höhe. Es wird von mehreren Schichten Muskelzellen umgeben, welche cephal einen

Wulst bilden. Der Enddarm verlässt den Magen links ventral. Er führt an die Schalenwand, dann dieser anliegend nach dorsal und rechts. Im caudalen Teil des Atemloches mündet er nach aussen. Der Enddarm besteht aus einschichtigem Epithel von ca. 10μ Höhe, welches in der Nähe des Magens und des Anus bewimpert ist.

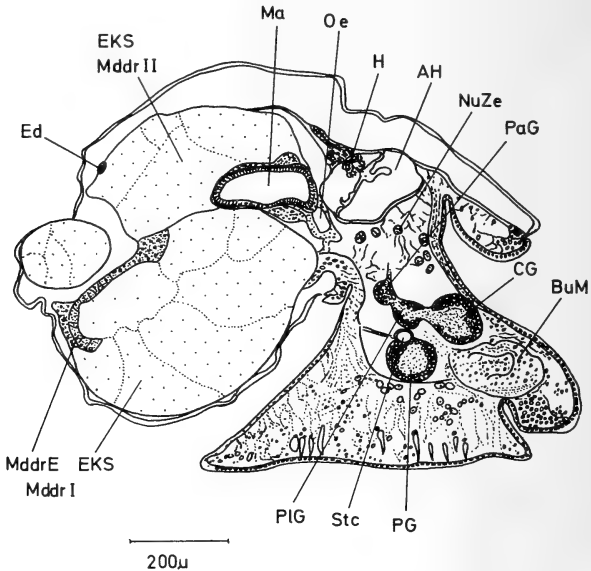


ABB. 13.

Limnaea stagnalis
Sagittalschnitt.

Der grössere Mitteldarmdrüsendifertikel I liegt bei *Limnaea* ventral vom Magen und dehnt sich nach rechts in den Anfang der ersten Schalenwindung aus. Er besteht aus dem grossen Eiklarsack und aus Mitteldarmdrüsenepithel.

— Der Eiklarsack besteht aus grossen Zellen (Durchmesser bis 120μ) und weist nur ein kleines Lumen auf (Abb. 13, 14). Durch eine Öffnung im caudalen ventralen Abschnitt des Magens ist er mit diesem verbunden. Die Zellen des Eiklarsackes nehmen gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu etwas an Höhe ab, die Randzellen sind ca. 90μ hoch. Der Übergang zum Drüsenepithel ist nicht kontinuierlich.

- Das einschichtige Mitteldarmdrüsenepithel dehnt sich von der Verbindungsöffnung des Eiklarsackes zum Magen, dorsal dem Eiklarsack anliegend, als schmaler Lappen gegen caudal bis zur Schalenwand aus. Dort führt es zwischen Schale und Eiklarsack ein Stück nach rechts und bildet wenige Divertikel. Ventral vom Mitteldarmdrüsenepithel besteht ein Lumen.

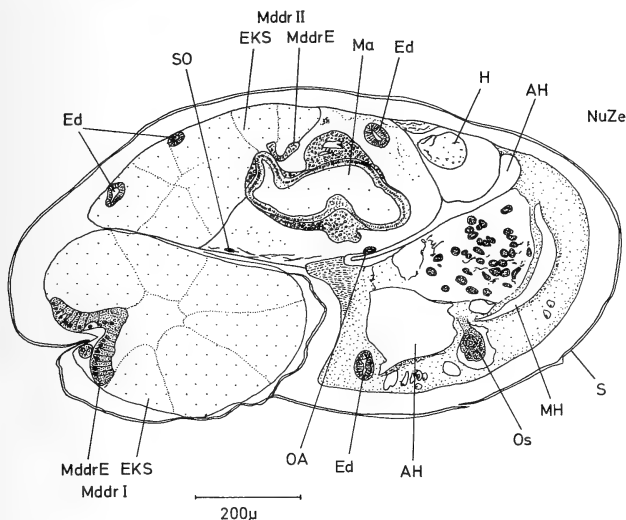


ABB. 14.

Limnaea stagnalis
Frontalschnitt.

Im Epithel findet man junge SR-Zellen, die mit Granula angefüllt sind und etwa dem von WEISS beschriebenen Stadium e.) entsprechen. Die Höhe dieser Zellen beträgt bis 11μ . Die Kerne liegen basal und messen ca. 6μ Durchmesser. Neben den SR-Zellen sind häufig junge Kalkzellen zu beobachten. Der Durchmesser ihrer Kerne beträgt bis 10μ ; sie weisen 1—2 Vakuolen auf, die zum Teil kugelige Einschlüsse enthalten.

Undifferenzierte Zellen, deren Kerndurchmesser ca. 6μ beträgt, sind ebenfalls häufig (Abb. 15).

In der Nähe der Verbindungsöffnung zum Magen sind die Zellen ebenfalls, undifferenziert. Man findet dort häufig Mitosen, was auf ein Auswachsen des Mitteldarmdrüsenlappens vom Magen her schließen lässt.

Der kleinere Mitteldarmdrüsendifertikel II liegt dorsal dem Magen und dem Divertikel I an. Er besteht hauptsächlich aus dem Eiklarsack. Um dessen Verbindungsöffnung zum Magen herum, welche sich links im caudalen Teil des Magens befindet, ist wenig Mitteldarmdrüsenepithel vorhanden. Es zeigt ähnliche histologische Verhältnisse wie dasjenige des Divertikels I.

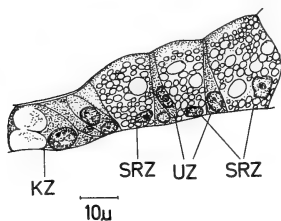


ABB. 15.

Limnaea stagnalis
Ausschnitt aus dem
Mitteldarmdrüsenepithel
des Mitteldarmdrüsendifertikels I.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind im Schlüpfstadium völlig abgebaut. Die definitive Niere zieht von links nach rechts, der dorsalen Schalenwand anliegend, quer über die Atemhöhle. Sie besteht aus einem einschichtigen Zellrohr, dessen linke Hälfte aus zylindrischen Zellen von ca. 9μ Höhe aufgebaut ist. Die ovoiden Zellkerne liegen basal; apikal beobachtet man eine grosse Vakuole, welche selten Exkretgrana enthält. Der linke Teil der Niere bildet den ausführenden Abschnitt. Seine Zellen sind ca. 6μ hoch; die Kerne liegen in der Mitte oder apikal, selten ist eine kleine Vakuole vorhanden.

Nuchalzellen: Sie liegen dorsal der Ganglien im Bindegewebe. Ihr grosser Durchmesser kann bis 21μ betragen. Sie enthalten mehrere kleine Vakuolen.

Herz und Atemhöhle: Das Herz liegt cephal dem linken Teil der Niere an. Ventral befindet sich der Ventrikel, dorsal das Atrium. Die Atemhöhle öffnet sich auf der rechten Seite des Tieres in die Mantelhöhle. Sie enthält im Dach Blutlakunen.

Ganglien: Wie bei *Planorbis* und *Physa* sind alle Ganglien deutlich ausgebildet. Sie sind im Vergleich zur Körperlänge sehr gross. (Abb. 13). Die Kerne der Ganglienzellen messen $9-12\mu$ Durchmesser.

Sinnesorgane: Die Augen und Tentakel sind ähnlich gebaut wie bei *Planorbis* und *Physa*. Das Osphradium befindet sich zwischen Mantel- und Atemhöhle auf der rechten Seite des Tieres. Es ist ähnlich gebaut wie bei *Planorbis*. In der dorsalen Region ist das Bläschen jedoch in zwei Kammern gegliedert.

Gonaden: Die Verhältnisse sind ähnlich wie bei *Physa*.

Die Zwitterdrüse liegt rechts caudal vom Magen dem Mitteldarmdrüsenepithel des Divertikels I dorsal an. Ihre Länge beträgt ca. 27μ , die Breite ca. 15μ . Der histologische Aufbau ist ähnlich wie bei *Physa*. Von der Zwitterdrüse führt der Zwittergang rechts neben dem Magen vorbei nach cephal, steigt nach dorsal an den caudalen Rand der Atemhöhle und geht in die Oviduktanlage über. Er

besteht aus einem lumenlosen Zellstreifen von ca. 5μ Durchmesser. Gegen die Oviduktanlage verbreitert er sich etwas. Die Oviduktanlage biegt nach rechts ab, führt der rechten Körperwand entlang nach ventral und endet auf der Höhe des rechten Parietalganglions blind im Bindegewebe (Abb. 12). Caudal besteht sie aus einem einschichtigen Rohr von ca. 20μ Durchmesser. Das Epithel setzt sich aus kubischen Zellen zusammen und ist ca. 6μ hoch. Cephal geht sie in einen lumenlosen Zellstreifen über. An der Stelle, wo die Oviduktanlage nach rechts abbiegt, ist die Anlage eines Ganges zu erkennen, welcher nach links gegen das Herz führt. Er wird später die Verbindung zum Receptaculum seminis herstellen (vgl. FRASER, 1946). Die Penisanlage ist ähnlich gebaut wie bei *Physa*. Ihr Durchmesser beträgt jedoch bis zur Mündung nach aussen ca. 20μ .

B. STYLOMMATOPHORA

1. *Arianta arbustorum* (Helicidae)

a. *Aussenform*: Die rechtsgewundene Schale weist einen Durchmesser von 2,4 mm auf und zählt $1\frac{1}{2}$ Windungen. Sie ist dünn und durchscheinend.

Weichkörper: Er hat adultähnliche Proportionen (Abb. 16). Beide Tentakelpaare sind ausgebildet, die Augen liegen wie beim adulten Tier an der Spitze des 1. Tentakelpaares. Ventral des 2. Tentakelpaares befinden sich zwei kleine Mundlappen, welche die Mundöffnung bedecken. Der Fuss ragt caudal nicht über die Schale hinaus und trägt noch die Podocyste, welche erst nach dem Schlüpfen abgeworfen wird (Abb. 17).

b. *Organe*

Darmorgane: Wenig hinter der Mundöffnung ist an der dorsalen Wand der Mundhöhle der Kiefer befestigt. Er trennt die kurze Mundhöhle vom Pharynx. Der Kiefer besteht aus einer senkrecht stehenden, gebogenen rechteckigen Platte. Auf seiner Aussenseite weist er drei senkrecht verlaufende Erhebungen auf; sein ventraler Rand ist konkav gebogen. Da der Pharynx und die Radulatasche von gemeinsamen Muskelfasern umgeben sind, bilden sie von aussen betrachtet eine Einheit. Der Pharynx, ein kurzer breiter Schlauch, besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Zellen im dorsalen Teil, über der Radula, bewimpert sind. Ventral ragt die Radula in den Pharynx; etwas weiter caudal mündet dorsal der Oesophag ein. Links und rechts neben und etwas cephal des Oesophags münden die Ausführgänge der Speicheldrüse in den Pharynx.

Der Oesophag führt nach caudal durch den Ganglienring und verläuft ventral der Atemhöhle über den Anfang der ersten Schalenwindung zum Magen. Der Oesophag ist unbewimpert. Sein cephaler Teil zeigt im Innern vier längs verlauf-

ende Wülste; das Lumen weist damit X-Form auf. Sein einschichtiges Epithel besteht aus kubischen Zellen ohne Vakuolen von ca. 14μ Höhe, mit runden, zentral gelegenen Zellkernen. Im caudalen Teil sind keine Längswülste vorhanden.

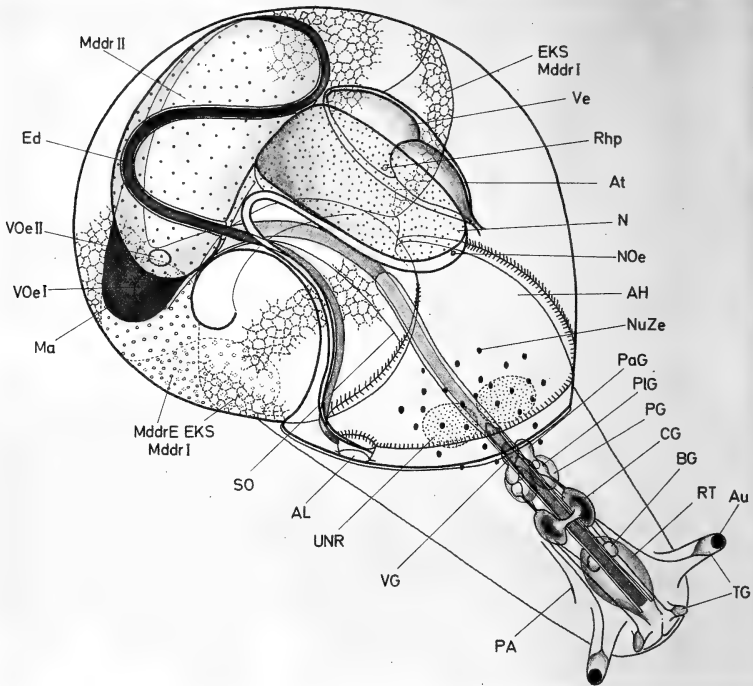


ABB. 16.

Arianta arbustorum
Schlüpfstadium, Schalenlänge: 2,4 mm.

Das Epithel weist zylindrische Zellen von ca. 22μ Höhe auf; die Kerne sind länglich. Obwohl der caudale Teil äusserlich nicht vom cephalen gesondert ist, kann man ihn auf Grund der geweblichen Unterschiede als Kropf bezeichnen. Das Kropfepithel geht kontinuierlich in das flachere Magenepithel über. Dorsal vom mittleren Drittel des Oesophags liegt die Speicheldrüse. Sie ist unpaar, schmal und lang. Am cephalen Ende teilt sie sich in zwei kurze Schenkel, an welche

sich die dünnen Ausführgänge anschliessen. Die Drüse besteht hauptsächlich aus grossen Zellen mit Durchmessern bis $32\ \mu$, welche viele kleine Vakuolen enthalten. Der Zellkern liegt meistens im Zentrum. Daneben findet man selten Zellen, welche farblose Grana im Zellkörper aufweisen. Ferner beobachtet man Zellen ohne

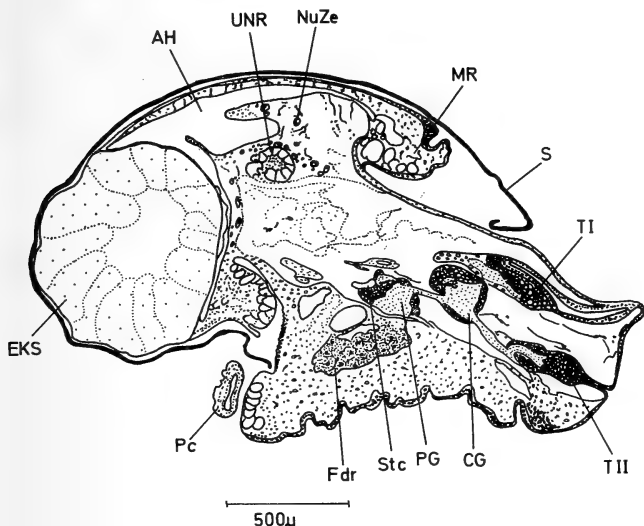


ABB. 17.

Arianta arbustorum
Sagittalschnitt.

Vakuolen mit Kernen von ca. $6\ \mu$ Durchmesser, der Zellkörper wird von den Kernen praktisch ganz ausgefüllt.

Für die adulte Speicheldrüse werden bei den Stylommatophora von verschiedenen Autoren 5—8 Zellsorten beschrieben, welche Stadien von zwei Entwicklungsreihen darstellen. Das Endprodukt der einen Reihe sind Schleimzellen, das der anderen Fermentzellen.

Die granulösen Zellen sind Fermentzellen. Die beiden andern Zellsorten können vorderhand noch keiner Entwicklungsreihe zugeordnet werden.

Der Magen liegt mit seinem ventralen Teil ganz der rechten Schalenwand an (Abb. 18). Er weist ein einschichtiges Epithel auf, an welches erst wenige Muskelzellen angelagert sind. Bei Tieren in welchen er prall mit Eiklar angefüllt

ist, besteht die Magenwand aus Plattenepithel von ca. 4μ Höhe. In andern Exemplaren enthält er weniger Eiklar; dort setzt sich das Magenepithel aus kubischen Zellen von ca. 10μ Höhe zusammen. Man beobachtet, dass unvollständig gelähmte Tiere beim Fixieren Eiklar aus der Mundöffnung austossen. Ihr Magen enthält dann entsprechend weniger Eiklar. Das Plattenepithel beim prall gefüllten Magen kommt offenbar durch Dehnung der Magenwand infolge starker Eiklaraufnahme vor dem Schlüpfen zustande. Nach WEISS (1968) besteht

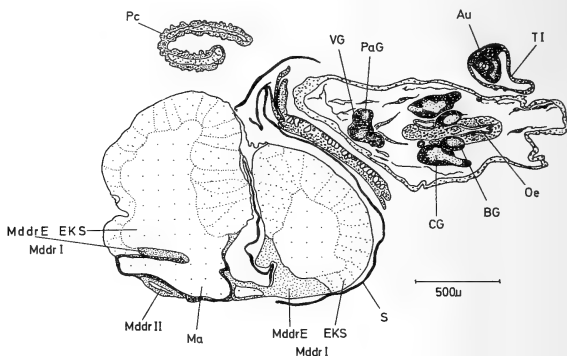


ABB. 18.

Arianta arbustorum
Frontalschnitt.

die Magenwand von *Deroceras reticulatum* im Schlüpfstadium ebenfalls aus Plattenepithel; der Magen ist stark vergrössert und zu einem Eiklarspeicher umgebaut.

Vom Magen steigt der Enddarm nach dorsal bis zum Scheitelpunkt der Schale auf. Er legt sich unter der rechten Schalenwand in zwei Schlingen und führt zum Atemloch. Der After befindet sich im caudalen Teil der Atemöffnung. Der Enddarm besteht aus einem einschichtigen Rohr; im letzten Viertel ist sein Epithel bei einigen Exemplaren bewimpert.

Im Schlüpfstadium bestehen die beiden Mitteldarmdrüsendifertikel aus grossen, sackartigen Gebilden, welche links und rechts dem Magen anliegen. Sie sind mit diesem je durch eine Öffnung verbunden.

— Der weit grössere Mitteldarmdrüsendifertikel I liegt links vom Magen (Abb. 17, 18). Er besteht hauptsächlich aus dem grossen Eiklarsack, welcher die innerste Schalenwindung vollständig ausfüllt, rechts vom Magen und dem

Mitteldarmdrüsendifertikel II, und cephal von der Atemhöhle begrenzt wird. Um seine Verbindungsöffnung zum Magen herum weist er an Stelle der Eiklarzellen Mitteldarmdrüsenepithel auf, welches sich, der Schale anliegend, nach ventral erstreckt. Die Zellen des Eiklarsackes bilden eine ungefaltete einzellige Schicht und umschliessen ein grosses, mit Eiklar gefülltes Lumen. Die grosse Eiklarvakuole der Zellen ist meistens in kleinere Vakuolen aufgeteilt: Bei noch grossen Eiklarzellen ist basal eine grosse Vakuole vorhanden, apikal sind mehrere kleinere Randvakuolen zu beobachten. Kleine Eiklarzellen sind in Vakuolen von identischer Grösse aufgeteilt (Abb. 19). Die

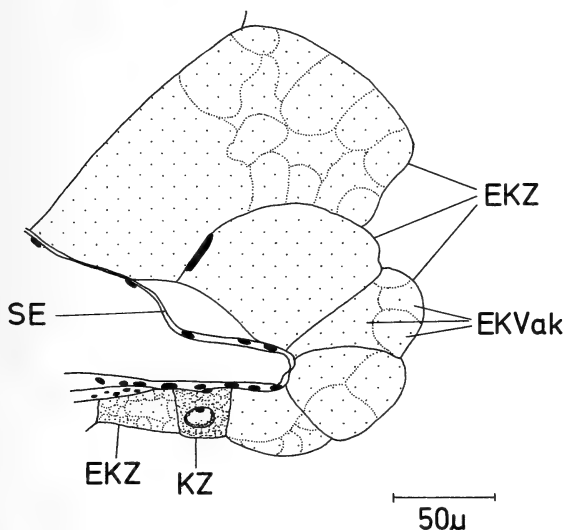


ABB. 19.

Arianta arbustorum

Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack im Mitteldarmdrüsendifertikel I.
SE: Schalenepithel.

grössten Eiklarzellen weisen Durchmesser von ca. 120μ auf, ihre scheibenförmigen Kerne sind an die Zellwand gedrängt. Gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu nehmen die Zellen kontinuierlich an Grösse ab. In der Umgebung des Mitteldarmdrüsenepithels beträgt ihr Durchmesser noch $20-40\mu$. Im Mitteldarmdrüsenepithel sind verschiedene Zellsorten zu unterscheiden: Man beobachtet Zellen, welche neben mehreren kleinen Eiklarvakuolen eine grosse

Vakuole enthalten. Ihr Kern ist unregelmässig geformt und liegt basal (Abb. 20a.). Daneben gibt es Zellen, welche mehrere Eiklarvakuolen von gleicher, mittlerer Grösse aufweisen (Abb. 20b.) und schliesslich Zellen mit vielen kleinen Eiklarvakuolen (Abb. 20c.). Bei diesen drei Zellarten handelt es sich wohl um verschieden weit fortgeschrittene Umwandlungsstadien von

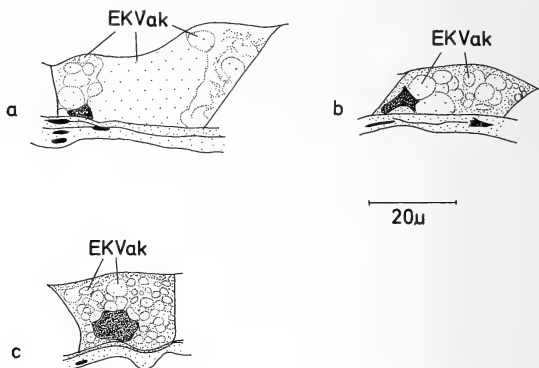


ABB. 20.

Arianta arbustorum

Eiklarzellen in verschiedenen Umwandlungsstadien:

- a. Zelle mit einer grossen und mehreren kleinen Eiklarvakuolen.
- b. Zelle mit mehreren Eiklarvakuolen von ähnlicher Grösse.
- c. Zelle mit kleinen Eiklarvakuolen.

Eiklarzellen in SR-Zellen. Die Zellen mit den kleinen Vakuolen (Abb. 20c.) entsprechen den von WEISS für *Deroceras* beschriebenen Stadien 1. bis e.

Neben den Eiklar enthaltenden Zellen beobachtet man Zellen mit grossen Kernen (Durchmesser bis 15μ), deren Plasma von vielen kleinen Vakuolen durchsetzt ist. Es handelt sich dabei um junge Kalkzellen (Abb. 21). Schliesslich sind noch undifferenzierte Zellen vorhanden. Sie sind kleiner als die oben beschriebenen Zellarten, ihr Plasma ist dicht und der ovoide Kern misst ca. 7μ Durchmesser (Abb. 21).

- Der kleinere rechte Mitteldarmdrüsendifertikel II ist ein flacher ovaler Sack, welcher sich vom Magen der rechten Schalenwand anliegend nach dorsal medial erstreckt. Er weist ein einschichtiges, ungegliedertes Epithel auf und ist mit Eiklar angefüllt. In seinem Epithel findet man ähnliche Zellen wie in demjenigen des Divertikels I: a. junge Kalkzellen, b. undifferenzierte Zellen und c. prospektive SR-Zellen. Diese sind am häufigsten in Form von Zellen

mit vielen kleinen Vakuolen, dem Stadium 1. von WEISS entsprechend, vertreten (Abb. 22b.). Selten sind Zellen mit grosser Eiklarvakuole anzutreffen (Abb. 22a.) und vereinzelt findet man auch Zellen, bei welchen die Bildung der für SR-Zellen typischen Granula schon eingesetzt hat (Abb. 22c.). Diese Zellen entsprechen etwa dem Stadium e. nach WEISS. Bei allen untersuchten Exemplaren sind neben den beschriebenen Zellsorten im unteren Teil des Mitteldarmdrüsendivertikels II, an der dem Eiklarsack zugewandten Seite, 3—5 grosse Eiklarzellen vorhanden.

Am gleichen Ort wie im Schlüpfstadium findet man bereits bei 13-tägigen Embryonen ca. 5 grosse Eiklarzellen mit an den Rand gedrängtem Kern. Der Durchmesser dieser Zellen beträgt etwa 100 μ . Daneben kommen vereinzelt kleine Eiklarzellen vor, deren Vakuole einen Durchmesser von ca. 15 μ aufweist. Die SR-Zellen, welche im Schlüpfstadium eine grössere Eiklarvakuole aufweisen (Abb. 22a), dürften aus diesen Zellen entstanden sein.

Die übrigen Zellen, die auch beim 13-tägigen Embryo den Hauptanteil ausmachen, lassen sich in Kalkzellen, prospektive SR-Zellen und in undifferenzierte Zellen gliedern.

Exkretionsorgane: Im Schlüpfstadium sind Reste von beiden Urnieren zu erkennen. Bei früh geschlüpften Tieren sind die Urnierengänge noch grösstenteils erhalten und man findet auch noch Zellen mit Wimperflammen. Die Urnierengänge bestehen aus einschichtigem Epithel. Es ist aus Zellen mit grossen, meist leerscheinenden Vakuolen aufgebaut (Abb. 23). Selten enthalten die Vakuolen kleine, ungefärbte Einschlüsse. Die Vakuolen sind von einer dünnen Schicht feingranuliertem Plasma umgeben. Die definitive Niere liegt als flaches, nahezu rechteckiges Organ medial über der Atemhöhle. Durch den dünnen Renopericardialis steht sie mit dem Herzbeutel in Verbindung. An ihrem cephalen Rand besteht eine kleine Öffnung in den Ureter. Die Niere ist aus Zellen mit grossen, meist leer scheinenden Vakuolen (ev. fixierbedingt) von ca. 20 μ Durchmesser aufgebaut. Die Zellkerne sind rund, ihr Durchmesser beträgt etwa 7 μ . Dem cephalen und rechten Rand der Niere entlang verläuft der primäre Ureter als geschlossenes Rohr, welches ein einschichtiges Epithel mit kubischen Zellen ohne Vakuolen aufweist. Am caudalen rechten Ende der Niere biegt er um 180° nach ventral und cephal um und geht in den sekundären Ureter über. Dieser folgt

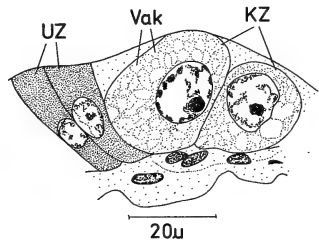


ABB. 21.

Arianta arbustorum
Mitteldarmdrüsenepithel (Divertikel I):
Kalkzellen, undifferenzierte Zellen.

als offene Rinne dem Enddarm bis in die Atemöffnung. Auch der sekundäre Ureter besteht aus einem einschichtigen Epithel; seine Zellen sind etwa 3μ hoch.

Nuchalzellen: Vor allem ventral der Atemhöhle, bei manchen Tieren cephal bis zu den Tentakeln, caudal bis zum Eiklarsack verteilt, finden sich Nuchalzellen.

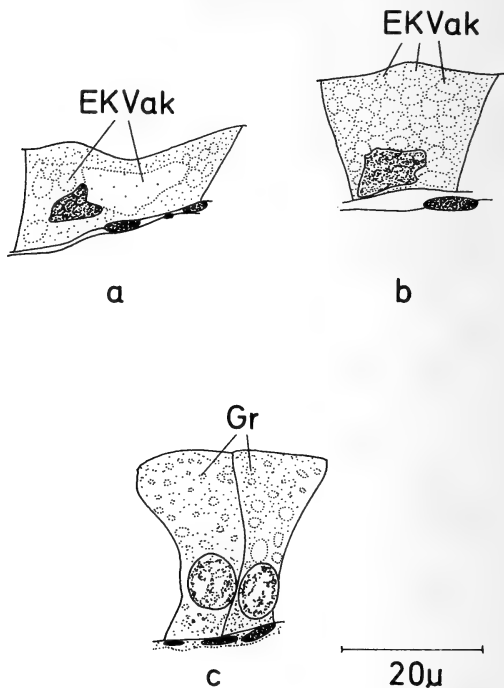


ABB. 22.

Arianta arbustorum

Zellen aus dem Epithel des Mitteldarmdrüsendifertikels II.

Erklärung siehe Text. Gr: Granula

Es sind frei im Bindegewebe liegende Zellen von ellipsoider Form. Ihr grösster Durchmesser beträgt ca. 30μ . Die Zellkerne sind rund, sie weisen einen Durchmesser von ca. 12μ auf. Die äussere Zellregion der Nuchalzellen lässt sich mit Kernfarbstoffen anfärben, während das Innere Plasmafärbung annimmt. Oft schliessen die Nuchalzellen eine bis mehrere ungefärbte kleine Vakuolen in sich

ein. Bei früh geschlüpften Tieren bilden sie um die Urnieren ein zusammenhängendes Gewebe. An dessen Rand kann man Zellen beobachten, deren Wand gesprengt ist, so dass der Inhalt frei im Bindegewebe liegt. Die Nuchalzellen scheinen also bei *Arianta* aus mesodermalem Gewebe in der Urnierenregion zu entstehen.

Herz und Atemhöhle: Links neben der Niere liegt das Herz. Es besteht caudal aus dem Ventrikel, einem kegelförmigen Muskelschlauch, und cephal dem sehr dünnwandigen Atrium. Die Muskelfasern verlaufen im Ventrikel teils längs, teils ringförmig, sie können auch sternförmige Figuren bilden. In den Fasern sind ausser den Zellkernen keine Strukturen zu erkennen.

Im Dach der Atemhöhle bestehen grosse Blutlakunen. Sie sind durch ein sehr dünnes einschichtiges Epithel gegen die Atemhöhle abgegrenzt.

Ganglien: Alle Ganglien sind im Schlüpfmoment deutlich ausgebildet. Man kann zwei Typen Ganglienzellen unterscheiden: 1. Grosskernige Zellen, deren Kerne Durchmesser bis 15μ aufweisen. Ihr Plasma ist feingranuliert. 2. Kleinkernige Zellen mit Kerndurchmessern von $7-8\mu$. Während der Zellkörper bei den grosskernigen Zellen erkannt werden kann, ist er bei den Kleinkernigen nicht genau definierbar, da diese sehr dicht beieinander liegen.

Sinnesorgane: Das Auge bildet ein Bläschen, welches durch eine dünne Bindegewebsschicht vom Fühlerganglion abgetrennt ist. Es besteht aus einer Zellage. Im distalen Teil enthalten die Zellen mehrere ungefärbte Vakuolen; sie bilden die Cornea. Der übrige Teil bildet die Retina. Sie besteht aus Pigment- und Sehzellen. Die Pigmentzellen enthalten in ihrer apikalen Hälfte braune Körnchen. Der Durchmesser ihrer Kerne beträgt ca. 6μ , während die Kerne der Sehzellen $7-9\mu$ messen.

Im Innern des Bläschens liegt die Linse. Sie besteht aus einer farblosen azellulären Kugel, welche von einer dünnen zweiten Schicht überzogen ist. Beide Tentakelpaare zeigen den gleichen Aufbau: An der Tentakelspitze sind die Zellen der Körperdecke erhöht; sie bilden eine Sinneskalotte. Unter ihr liegt das Tentakelganglion. Es besteht distal aus einer Ansammlung von kleinen Ganglienzellen. Proximal enthält es eine zapfenförmige Fasermasse, die von einer lockeren

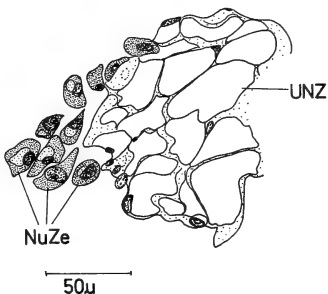


ABB. 23.

Arianta arbustorum
Urnierenrest und Nuchalzellen
(Sagittalschnitt).

Zellschicht umgeben ist. Sie setzt sich in einen Nerv fort, der zum entsprechenden Cerebralganglion führt.

Osphradium und Osphradialganglion sind rudimentär in Form einer kleinen Zellgruppe am caudalen Ende des Atemloches ausgebildet. Lage und Innervierung dieser Zellen lassen einen Osphradiumrest vermuten: Die Zellen laufen

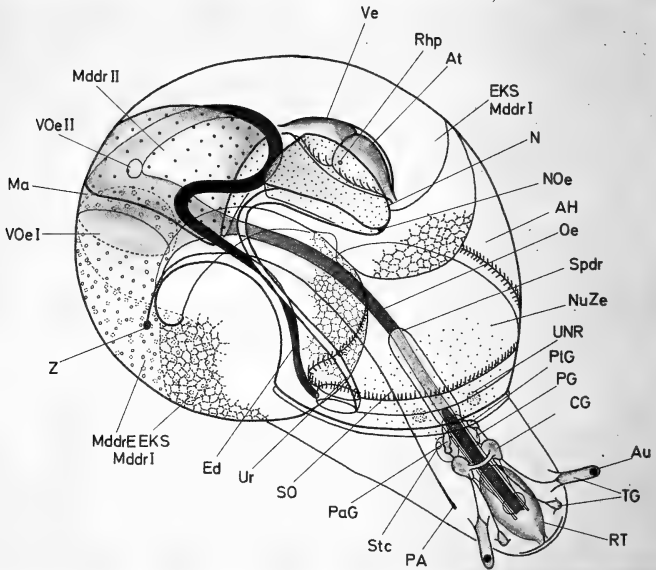


ABB. 24.

Helix pomatia
Schlüpfstadium, Schalenlänge: 5,9 mm.

in Fasern aus, welche sich zu einem dicken Nerv vereinigen, der zum rechten Parietalganglion führt.

Gonaden: Im Schlüpfstadium sind die Anlagen des Penis und des Spermooviduktes zu erkennen (Abb. 16). Die Penisanlage besteht aus einem einschichtigen Zellschlauch, dessen Epithel ca. 5μ hoch ist. Ihr caudales blindes Ende liegt rechts neben dem rechten Cerebralganglion. Sie verläuft nach rechts cephal und mündet caudal vom rechten oberen Tentakel nach aussen. Caudal beträgt der

Durchmesser der Pisananlage ca. $45\ \mu$; bei der Mündung misst sie nur etwa $15\ \mu$. Die Spermoviduktanlage, ein Zellrohr von ca. $7\ \mu$ Durchmesser, beginnt ventral vom Magen, rechts neben dem Mitteldarmdrüsendifertikel I. Sie führt nach dorsal cephal, rechts neben dem Magen vorbei und folgt dem Kropf ein kurzes Stück nach cephal bis zum caudalen Ende der Atemhöhle, wo sie blind endet. Ihr einschichtiges Epithel ist ca. $3\ \mu$ hoch.

2. *Helix pomatia* (Helicidae)

a. Aussenform

Schale: Die Schale weist einen Durchmesser von 5,9 mm auf, sie ist rechtsgewunden und zählt $1\frac{1}{2}$ Windungen. Sie ist dünn und durchscheinend.

Weichkörper: Er besitzt adultähnliche Proportionen (Abb. 24); das untere Tentakelpaar ist verhältnismässig klein. Die Podocyste ist noch vorhanden.

b. Organe

Die Situation im Schlüpfmoment ist derjenigen von *Arianta arbustorum* sehr ähnlich. Es werden darum im Folgenden nur die Abweichungen zu *Arianta* beschrieben.

Darmorgane: Der Kiefer zeigt keine Erhebungen und ist unten gerade. Der Pharynx weist ein mit Wimpern besetztes Dach mit einer wimperfreien medianen Rinne auf. Der Oesophagus ist stärker gefaltet, er ist aus zylindrischen Zellen aufgebaut. Im Kropf bestehen keine Falten; die Zellen haben verschiedene Höhen, welche gegen den Magen abnehmen. Ausser den granulösen Zellen sind in der Speicheldrüse die gleichen Zellsorten wie bei *Arianta* zu beobachten.

An das Magenepithel sind bereits etwa zwei Schichten Muskelfasern angelagert. Der Enddarm besteht aus einem einschichtigen Zylinderepithel. In Magen-nähe ist er weitlumig. In Afternähe ist er sehr dünn, sein Epithel ist gefaltet, so dass ein x-förmiges Lumen entsteht.

Der Mitteldarmdrüsendifertikel I besteht aus dem riesigen Eiklarsack (Abb. 25/26). Seine Verbindungsöffnung zum Magen ist sehr gross: der ganze ventrale Teil des Magens ist geöffnet. Um diese Öffnung herum und in einem länglichen Lappen der Schale nach ventral anliegend, findet man an Stelle der Eiklarzellen Mitteldarmdrüsenepithel. Es ist ein kontinuierlicher Übergang Eiklarsack-Mitteldarmdrüsenepithel zu beobachten. Die histologischen Verhältnisse im Divertikel I sind ähnlich wie bei *Arianta*. Die Eiklarzellen weisen jedoch meistens eine einheitliche Vakuole auf (Abb. 27a. und b.). Auch bei in Umwandlung zu SR-Zellen begriffenen Eiklarzellen ist die Vakuole einheitlich (Abb. 27). Der Mitteldarmdrüsendifertikel II ist durch Septen in zwei miteinander verbundene Abschnitte gegliedert. Die histologischen Verhältnisse sind

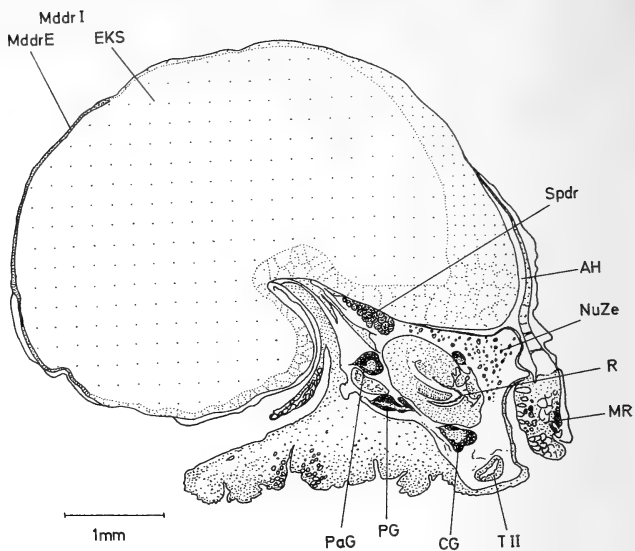


ABB. 25.

Helix pomatia
Sagittalschnitt.

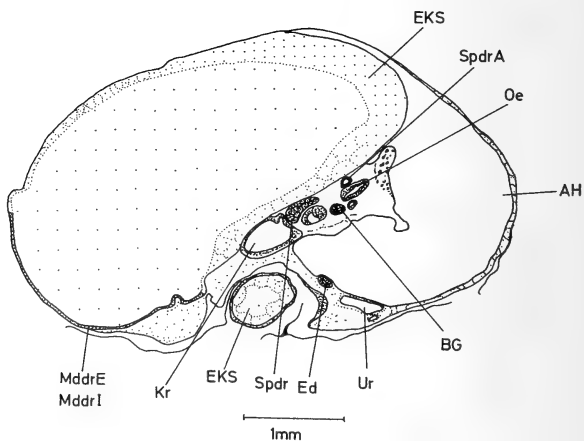


ABB. 26.

Helix pomatia
Frontalschnitt.

hier auch ähnlich wie bei *Arianta*, es sind jedoch noch keine jungen SR-Zellen vorhanden, bei welchen die Granulabildung schon eingesetzt hat. In der Nähe der Öffnung des Drüsendifertikels zum Magen, an ähnlicher Stelle wie bei *Arianta*, beobachtet man wenige Zellen mit grossen Eiklarvakuolen.

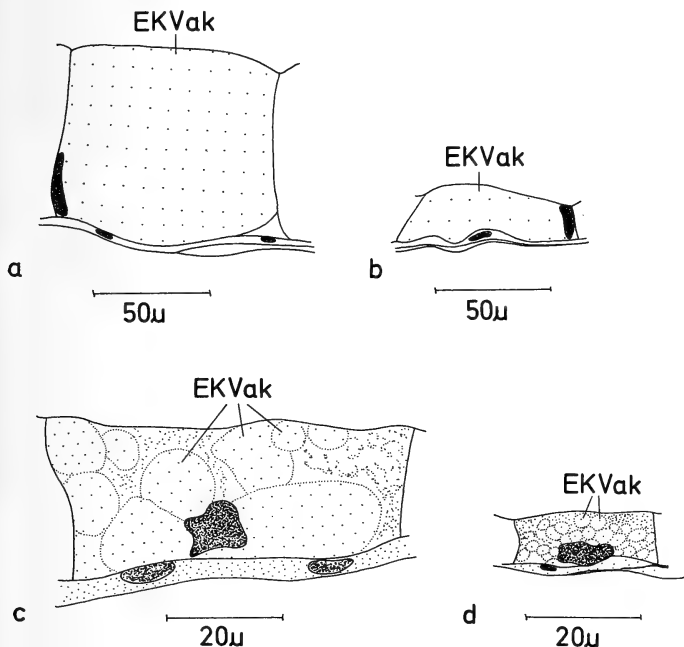


ABB. 27.

Helix pomatia

Verschiedene Umwandlungsstadien von Eiklarzellen aus dem Mitteldarmdrüsendifertikel I.
Erklärung siehe Text.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind nahezu abgebaut. Die definitive Niere ist gross. Der sekundäre Ureter besteht im Gegensatz zu *Arianta* aus einem Rohr, das aus kubischen Zellen aufgebaut ist. Nur sein unterstes Viertel bildet eine offene Rinne.

Nuchalzellen: Die Nuchalzellen sind gross; ihr Durchmesser beträgt bis 45 μ.

Ganglien: Wir finden dieselben beiden Zelltypen wie bei *Arianta*. Die grosskernigen Zellen haben einen Durchmesser von etwa 35μ , ihre Kerne messen bis 28μ Durchmesser. Die kleinkernigen Zellen haben Kerne von ca. 12μ Durchmesser.

Sinnesorgane: Bei einzelnen Exemplaren sind die Augen histologisch noch nicht ausdifferenziert: Die Zellen der Cornea haben noch granuliertes, anfärbares Plasma. Erst ein Viertel der Retinazellen enthält Pigment. Die Linse ist noch nicht rund; es ist erst der innere Teil ausgebildet (vgl. p. 355).

Ein Osphradiumrest fehlt. Ein dicker Nervenstrang führt vom rechten Parietalganglion in die Region der Atemöffnung, verzweigt sich dort und kann nicht weiter verfolgt werden.

Gonaden: Im Schlüpfstadium sind Zwitterdrüse, Zwittergang, Spermovidukt- und Penisanlage ausgebildet (Abb. 24). Die Zwitterdrüse liegt rechts neben dem Magen der Schale an. Sie besteht aus Zellen mit grossen Kernen, deren Durchmesser bis 14μ beträgt. Der Kern ist von feingranuliertem Plasma umgeben (Abb. 28). Von der Zwitterdrüse führt der Zwittergang nach dorsal und cephal.

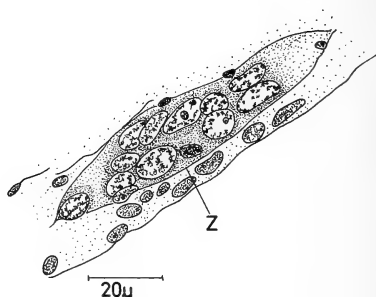


ABB. 28.

Helix pomatia
Zwitterdrüse (Sagittalschnitt)

Er besteht aus einschichtigem Epithel, welches von flachen, etwa 3μ hohen Zellen gebildet wird. Sein Durchmesser beträgt ca. 9μ . Er ist mit der Spermoviduktanlage verbunden, welche ebenfalls als einschichtiges ca. 18μ durchmessendes Zellrohr vorliegt. Die Spermoviduktanlage verläuft nach cephal und mündet in die Penisanlage, welche ähnliche Lage und Bau aufweist wie diejenige von *Arianta*.

3. *Achatina reticulata* (Achatinaceae)

a. Aussenform

Schale: Die rechtsgewundene Schale ist spiralig. Sie ist regelmässig quer profiliert, zeigt bereits violette Bänder und ist weniger durchscheinend als diejenigen der Heliciden. Ihre Länge beträgt, 5 mm, sie zählt $2\frac{3}{4}$ Windungen.

Weichkörper: Er zeigt adultähnliche Form; der schlanke Fuss ragt nicht über das caudale Ende der Schale hinaus. Bei manchen Exemplaren haftet die Podocyste noch am Fussende; andere Tiere haben sie während dem Schlüpfen abgeworfen. Oft wird sie gefressen.

Die Tentakelpaare sind ausgebildet; die Augen können an die Spitze der oberen Tentakel vorgeschoben werden.

Die totale Länge der kriechenden Schnecke beträgt etwa 10 mm (Abb. 29).

b. Organe

Darmorgane: Mundhöhle, Pharynx und Radula sind ähnlich gebaut wie bei den Heliciden. Die grosse Radulatasche ragt caudal weit über den Pharynx hinaus. Der Vorderdarm zeigt auch topographisch eine deutliche Sonderung in Kropf und Oesophag. Dieser, ein enges Rohr, besteht aus einer Zellschicht, zeigt im Innern fünf Falten und ist dorsal bewimpert.

Die unpaare Speicheldrüse liegt dorsal vom caudalen Teil des Kropfes. Sie teilt sich cephal in zwei kurze Schenkel, welche sich in die dünnen Ausführgänge fortsetzen. Die Speicheldrüse besteht aus drei Zellsorten: a. Zellen mit grossen Kernen (Durchmesser $12\ \mu$). Die Chromatinstruktur der Kerne ist locker und der Zellkörper ist von vielen Vakuolen durchsetzt. b. Zellen mit kleineren Kernen (Durchmesser $8\text{--}9\ \mu$), die eine sehr dichte Chromatinstruktur haben. Die Vakuolen sind zahlreich und kleiner als beim Typ a. Die erste Zellsorte tritt vor allem im Innern der Drüse auf, während man die zweite Sorte in den äusseren Regionen findet. c. Kleine Zellen ohne Vakuolen mit Kernen von $8\ \mu$ Durchmesser, welche den Zellkörper fast ganz ausfüllen. Diese Zellsorte tritt verteilt in der ganzen Speicheldrüse auf. Eine Zuordnung der Zellsorten zu Ferment- oder Schleimzellen (vgl. p. 349) kann im Schlüpfmoment noch nicht erfolgen.

Der Magen besteht aus einem einschichtigen kubischen Epithel von $9\text{--}11\ \mu$ Höhe. Er ist von einer Muskelschicht umgeben, welche ventral dicker ist als dorsal. Der Enddarm besteht aus einem einschichtigen Zylinderepithel. Es trägt einen Stäbchensaum. In Magennähe sind die Zellen ca. $18\ \mu$ hoch, der Kern liegt basal. In der Afterregion sind die Zellen niedriger. Im mittleren Enddarmabschnitt beobachtet man Zellen, welche in der apikalen Hälfte mehrere kugelige kleine Körper aufweisen. Mit Eosin werden sie rot angefärbt, während Benzopurpurin nicht angenommen wird. Die PAS-Reaktion färbt die kugeligen Einschlüsse eben-

falls nicht, hingegen wird der übrige Zellinhalt rot. Vermutlich haben diese Zellen eine Drüsenfunktion.

Auch bei *Achatina* liegt die Mitteldarmdrüse in zwei Divertikeln vor, die je durch eine Öffnung mit dem Magen verbunden sind. Der Mitteldarmdrüsen-

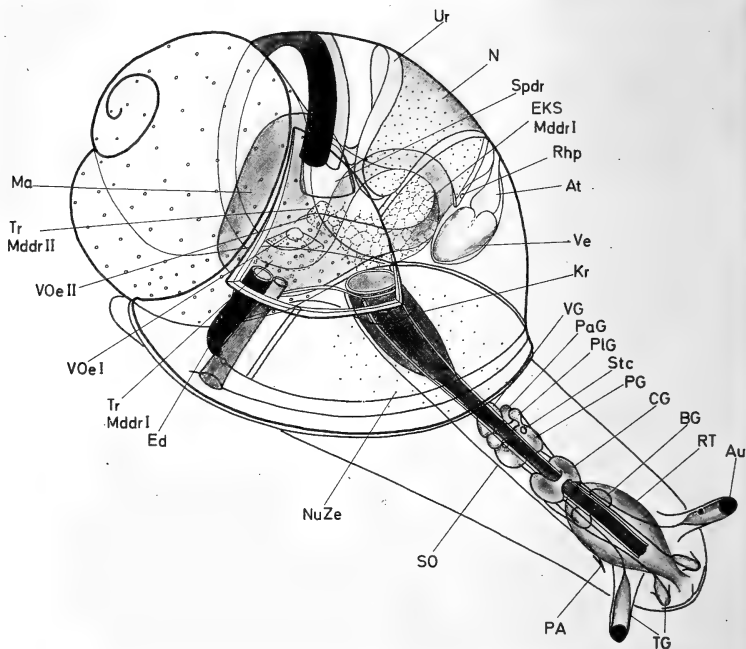


ABB. 29.

Achatina reticulata

Schlüpfstadium. Zum besseren Verständnis sind die Schale und ein Teil der inneren Organe angeschnitten gezeichnet. Tr: trichterförmiges Gewebestück (vgl. Text).

Schalenlänge: 5,4 mm.

divertikel I liegt rechts vom Magen und füllt die beiden ersten Schalenwindungen aus. Er gliedert sich in den kleinen cephal gelegenen Eiklarsack und das Mitteldarmdrüsenepithel (Abb. 30). Dieses weist zwei unterschiedliche Bezirke auf: a. Der Hauptteil besteht aus Eiklarzellen. Zwischen ihnen liegen verteilt junge

Kalkzellen und undifferenzierte Zellen. b. Von der Öffnung des Magens in den Divertikel I ragt ein trichterförmiges Gewebestück zwischen die Eiklarzellen (Abb. 29). Es ist dem Magenepithel ähnlich.

- Der Eiklarsack besteht aus bis 170 μ hohen Zellen mit riesigen Vakuolen. Am apikalen Rand der Zellen sind kleinere Randvakuolen zu beobachten (Abb. 32). Die Eiklarzellen umschliessen ein mit Eiklar gefülltes Lumen. Der Eiklarsack geht kontinuierlich in das Mitteldarmdrüsenepithel über.
- Dieses besteht hauptsächlich aus Eiklarzellen. Viele sind in Umwandlung zu SR-Zellen begriffen. Wir finden die von WEISS für *Deroceras* beschriebenen Stadien c., m. und l. Daneben sind häufig junge Kalkzellen ohne Vakuolen und undifferenzierte Zellen vorhanden (Abb. 33). Das Mitteldarmdrüsenepithel ist stark gefaltet und enthält ein verhältnismässig kleines Lumen (Abb. 30, 31).
- Das Epithel des trichterförmigen Gewebestückes ist gefaltet. In seinen Randzonen sind junge Kalkzellen häufig. Es geht ohne scharfe Trennung in das übrige Mitteldarmdrüsenepithel über.

Dem kleineren Divertikel II, welcher links vom Magen liegt, fehlt ein Eiklarsack. Im übrigen ist er gleich aufgebaut wie der Abschnitt I. Seine Umwandlung zur adulten Mitteldarmdrüse ist weiter fortgeschritten als beim Divertikel I: Die Eiklarzellen sind kleiner und die meisten sind in Umwandlung zu SR-Zellen begriffen. Es sind viel mehr Kalkzellen und undifferenzierte Zellen vorhanden.

Nahezu ausdifferenzierte SR-Zellen sind bei *Achatina* im Gegensatz zu den Heliciden nicht vorhanden.

Exkretionsorgane: Von der rechten Urniere sind noch wenige Resten vorhanden, während die linke im Schlüpfstadium völlig abgebaut ist (vgl. GHOSE, 1963). Die Urnierenreste zeigen ähnlichen Bau wie bei den Heliciden.

Die definitive Niere, ein dreieckiges flaches Organ, liegt unter der dorsalen Schalenwand. Sie berührt mit der Basis die erste Enddarmschlaufe und reicht mit der Spitze über den Kropf. Ihre Zellen bilden ein einschichtiges gefaltetes Epithel. Im Innern besteht ein Hohlraum. Der Bau der Zellen ist dem bei den Heliciden beschriebenen ähnlich. Der primäre Ureter führt von der Spitze der Niere, an deren caudalen Seite anliegend, zur Nierenbasis. Dort biegt er um 180° um und geht in den sekundären Ureter über. Dieser führt unter der Schale, dem letzten Drittel des Enddarmes anliegend, zum Atemloch.

Das Epithel des primären Ureters ist einschichtig, kubisch und schwach gefaltet. Der sekundäre Ureter weist keine Faltung auf.

Nuchalzellen: Auch *Achatina* besitzt im Schlüpfstadium Nuchalzellen (vgl. GHOSE, 1963). Sie sind ähnlich gebaut wie bei den Heliciden, weisen aber nur 1—2 Vakuolen auf. Ihr Durchmesser beträgt ebenfalls um 30 μ .

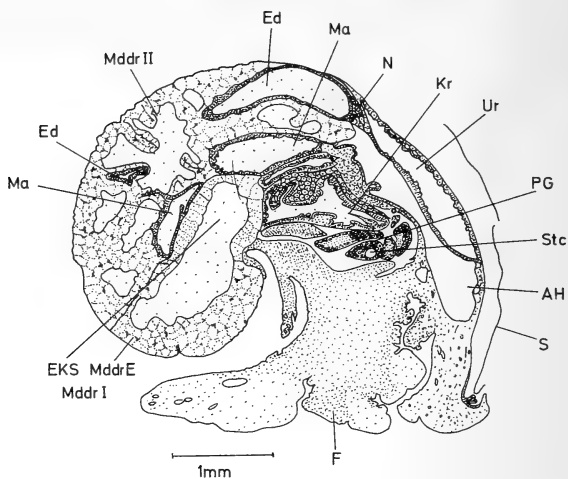


ABB. 30.

Achatina reticulata
Sagittalschnitt.

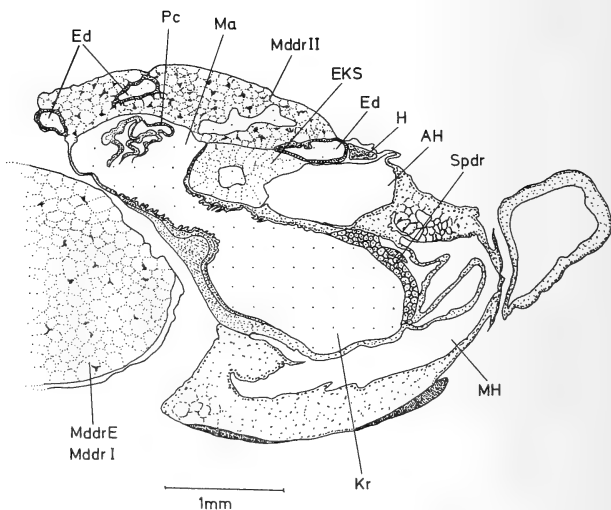


ABB. 31.

Achatina reticulata
Frontalschnitt. Im Magen ist die Podocyste erkennbar,
welche gerade nach dem Schlüpfen gefressen worden ist.

Herz und Atemhöhle: Das Herz befindet sich cephal der Niere auf der linken Seite des Tieres. Ventral findet man den muskulösen Ventrikel, dorsal das dünnwandige Atrium.

Das Dach der Atemhöhle erscheint im Schlüpfstadium als diffuses Blutlakunensystem. Nur die Lungenvene ist bereits deutlich ausgebildet. Sie führt von der Spitze des Atriums dem cephalen Rand der Niere entlang quer über die Atemhöhle.

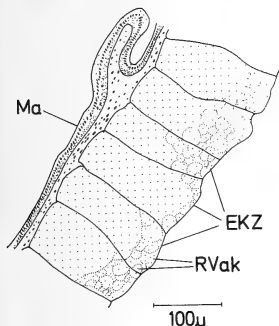


ABB. 32.

Achatina reticulata

Ausschnitt aus dem Eiklarsack.

Die Eiklarzellen weisen Randvakuolen auf.
Sagittalschnitt.

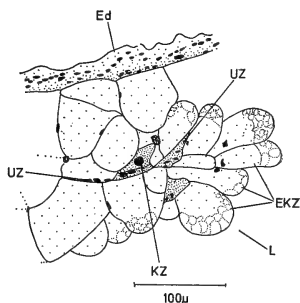


ABB. 33.

Achatina reticulata

Ausschnitt aus dem Epithel
des Mitteldarmdrüsendifvertikels II.
L: Lumen, mit Eiklar angefüllt.

Ganglien: Man beobachtet ähnliche Verhältnisse wie bei den Heliciden. Die Zell- und Kerndurchmesser der grossen Ganglienzellen sind jedoch viel grösser. Man misst Zelldurchmesser bis $45\ \mu$, Kerndurchmesser bis $30\ \mu$.

Sinnesorgane: Augen und Tentakel sind gleich aufgebaut wie bei den Heliciden. Um die Fasermasse in der distalen Region der Tentakelganglien findet man wenige grosskernige Zellen mit granuliertem Plasma. Sie werden bei der PAS-Reaktion rot angefärbt; es handelt sich vermutlich um Drüsenzellen.

Ein Osphradiumrest ist nicht vorhanden.

Gonaden: Im Schlüpfstadium sind Penis- und Spermiduktanlage ausgebildet (Abb. 29). Lage und Bau der Penisanlage sind ähnlich wie bei den Heliciden; sie ist jedoch bereits von 2—3 Schichten Muskelzellen umgeben. Die Spermiduktanlage mündet in den distalen Abschnitt der Penisanlage. Sie verläuft von dort nach caudal, biegt rechts neben dem Magen nach ventral und rechts

ab, und kann nicht weiter verfolgt werden. Sie besteht aus einem dünnen, einschichtigen Zellrohr.

4. *Arion empiricorum* (Arionidae)

a. Aussenform

Arion gehört zu den Nacktschnecken, welche keine Aussenschale besitzen. Sein Körper ist länglich spindelförmig. Der Mantel, welcher das zu einer kleinen Kalkplatte rückgebildete Gehäuse überdeckt, bildet dorsal im cephalen Teil des

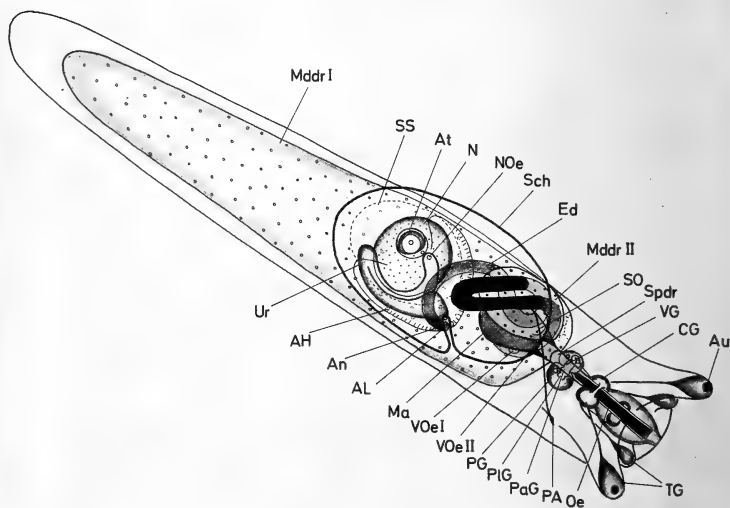


ABB. 34.

Arion empiricorum
Schlüpfstadium, Länge des Tieres: 8 mm.

Tieres den sogenannten Schild. In der cephalen rechten Region des Schildes ist eine Spalte ausgebildet, in welche sich Atemhöhle, Enddarm und Ureter öffnen (Abb. 34). Das Schlüpfstadium ist ca. 8 mm lang. Sein Aussehen ist adultähnlich; die Tentakel sind jedoch relativ zur Körperlänge kurz. Die Oberfläche der Körperdecke ist gerunzelt und schwach rot pigmentiert.

b. Organe

Darmorgane: Der Kiefer zeigt innen vier Wülste. Das einschichtige Epithel des Pharynx besteht aus zylindrischen Zellen von ca. 15μ Höhe und ist stark gefaltet. Die Radula ist wie beim Adulttier gebaut; sie ist jedoch kleiner. Der Vorderdarm lässt sich histologisch in Kropf und Oesophag gliedern. Im Oesophag findet man ventral einen, dorsal drei bewimperte Längswülste. Ihre Zellen sind zylindrisch, ca. 22μ hoch und 3μ breit. Die Kerne liegen basal. Im Kropf sind dorsal mehrere bewimperte Längsfalten vorhanden. Seine Zellen gleichen denjenigen des Oesophags; sie weisen jedoch apikal eine kleine Vakuole auf. Die unpaare Speicheldrüse liegt dorsal dem Kropf an. Man unterscheidet in ihr vier Zelltypen: a. Grosse Zellen, deren Durchmesser ca. 45μ beträgt. Sie haben einen feingranulierten dunkeln Kern und mehrere nicht anfärbbare Vakuolen. b. Kleine Zellen mit Durchmessern von ca. 18μ . Ihre Zellkerne sind hell und weisen eine lockere Chromatinstruktur auf. Vakuolen sind ebenfalls vorhanden; sie lassen sich jedoch schwach anfärben. c. Zellen von ca. 20μ Durchmesser, welche sehr grosse, nicht anfärbbare Vakuolen enthalten, und d. kleine Zellen ohne Vakuolen, deren Kern im Durchmesser $7-8\mu$ misst und die Zelle fast ganz ausfüllt. Auch hier ist eine Zuordnung zu den beiden Entwicklungsreihen (vgl. p. 349) nicht möglich.

Der Magen ist verhältnismässig klein (Abb. 35, 36). Er besteht aus einschichtigem Epithel, das aus hohen zylindrischen Zellen mit Stäbchensaum zusammengesetzt ist. Die Zellhöhen sind ungleich, sie betragen um 22μ . Der Magen ist von einer dünnen Schicht Muskelzellen umgeben. Der Enddarm ist bewimpert. In Magennähe besteht er aus ähnlichen Zellen wie das Magenepithel. In der Afterregion ist sein Epithel gefaltet; die Zellen sind etwas flacher.

Die Mitteldarmdrüse besteht aus dem sehr grossen Divertikel I und dem kleineren, dem Magen links dorsal anliegenden Divertikel II (Abb. 34). Der Mitteldarmdrüsendifertikel I füllt den caudalen Teil des Tieres aus und reicht cephal bis zum Ganglienring. Der Magen wird von ihm umgeben, ausser an der Stelle, wo sich der Abschnitt II befindet. Im cephalen, ventral gelegenen Teil, ist ein kleiner Rest des Eiklarsackes zu beobachten. Der übrige Teil besteht aus Mitteldarmdrüsenepithel.

- Der Eiklarsackrest besteht aus ca. 25 Eiklarzellen mit grossen Vakuolen. Sie weisen Durchmesser bis 105μ auf. Es ist in keinem der untersuchten Tiere ein so grosser Eiklarsack vorhanden, wie ihn WEISS für *Arion subfuscus* (2. Postembryonaltag) gezeichnet hat.
- Das Mitteldarmdrüsenepithel besteht hauptsächlich aus Eiklarzellen, zwischen welchen verteilt junge SR-Zellen, Kalkzellen und undifferenzierte Zellen vorhanden sind. Es ist follikulär gegliedert und umschliesst ein kleines, mit Eiklar

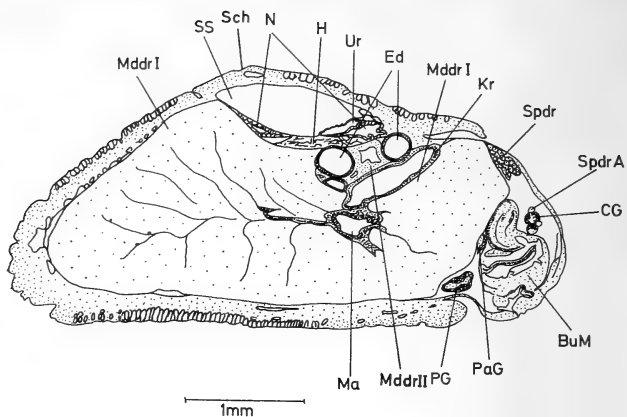


ABB. 35.

Arion empiricorum
Sagittalschnitt.

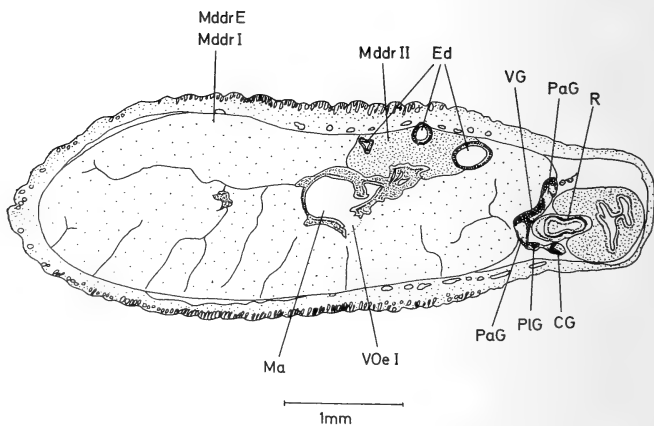


ABB. 36.

Arion empiricorum
Frontalschnitt.

gefülltes Lumen, ähnlich wie bei *Achatina*. Seine Eiklarzellen weisen die von WEISS für *Deroceras* beschriebenen Stadien c. und m. auf. Der Durchmesser der Zellen beträgt 75–120 μ . Das Stadium 1. ist nicht zu beobachten. Die Jungen SR-Zellen gleichen in ihrem Aufbau dem Stadium e. nach WEISS. Es sind zylindrische Zellen von unterschiedlicher Grösse, mit ovoidem, basal gelegenen Zellkern. Der Zellinhalt weist die für SR-Zellen charakteristischen Granula auf. (Abb. 37).

Um die Verbindungsöffnung des Magens zum Mitteldarmdrüsendivertikel I herum, welche sich rechts im cephalen Teil des Magens befindet, besteht eine kleine Gewebszone, welche dem Magenepithel ähnlich ist. An ihrem Rand findet man junge SR-Zellen im Stadium e. und junge Kalkzellen, sowie daran anschliessend Eiklarzellen.

Das Mitteldarmdrüsenepithel des Divertikels II ist ähnlich aufgebaut wie dasjenige des Abschnittes I. Die Eiklarzellen sind etwas leiner; sie messen 35–60 μ Durchmesser. Man findet ebenfalls nur die Weiss'schen Stadien c. und m. Es sind viele SR-Zellen im Stadium e. vorhanden. Die Eiklarzellen sind oft von mehreren SR-Zellen umgeben. Junge Kalkzellen sind häufiger als im Divertikel I. Wie bei den Heliciden und *Achatina* ist auch bei *Arion* der kleinere Mitteldarmdrüsendivertikel in der Ausdifferenzierung weiter fortgeschritten.

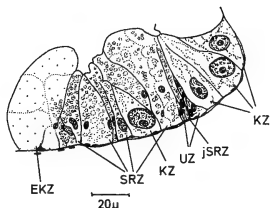


ABB. 37.

Arion empiricorum
Ausschnitt aus dem Epithel
des Mitteldarmdrüsendivertikels II.
jSRZ: junge SR-Zellen.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind im Schlüpfstadium völlig abgebaut. Die definitive Niere liegt ventral vom Schalensack. Sie ist zu einem nahezu geschlossenen Ring gebogen und umgibt das Pericard (Abb. 34). Ihr einschichtiges Epithel ist gefaltet. Die Zellen zeigen den gleichen Aufbau wie bei den Heliciden. Die Nierenöffnung befindet sich dorsal im cephalen Abschnitt der Niere. Der primäre Ureter, ein geschlossenes Rohr, führt von ihr dem rechten Nierenrand entlang nach caudal. Sein einschichtiges Epithel ist aus kubischen, ca. 5 μ hohen Zellen aufgebaut. In der rechten caudalen Region der Niere biegt er um 180° nach cephal um und geht in den sekundären Ureter über. Dieser folgt als ebenfalls geschlossenes Rohr dem primären Ureter nach cephal, erweitert sich dann stark und mündet dorsal des Anus nach aussen. Er ist gleich aufgebaut wie der primäre Ureter; sein Epithel ist jedoch gefaltet.

Nuchalzellen: Im Schlüpfstadium sind keine Nuchalzellen mehr vorhanden.

Herz und Atemhöhle : Das Herz liegt im Nierenring. Der muskulöse Ventrikel befindet sich ventral. Darüber liegt das Atrium, welches deutlich ausgebildete Muskelfasern zeigt. Der renopericardiale Gang ist ca. 90μ lang, er weist Wimpern auf, welche gegen die Niere gerichtet sind. Der Herzbeutel besteht aus sehr dünnem, einschichtigem Epithel.

Die Atemhöhle ist flach; sie ragt cephal etwas unter dem Schalensack hervor. Ihre caudale Begrenzung ist eingebuchtet und grenzt an das Pericard. Unter dem dünnen Epithel der Atemhöhle findet man dorsal und ventral Blutlakunen. Der Rand des Atemloches und der daran anliegende Spalt im Schild sind von einem einschichtigen bewimperten Epithel überzogen.

Ganglien : Alle Ganglien sind ausgebildet. Pleural-, Parietal- und Visceralganglien sind im Vergleich zu den Pedal- und Cerebralganglien auffallend klein, was beim Adulttier nicht der Fall ist. Man kann auch hier grosskernige Ganglienzellen, deren Kerndurchmesser ca. 21μ betragen und Kleinkernige mit Kernen von ca. 7μ Durchmesser unterscheiden. Es sind weniger grosskernige Zellen vorhanden als bei den Heliciden und *Achatina*. Ihre Anzahl variiert in den verschiedenen Ganglien.

Sinnesorgane : Die Augen sind ähnlich aufgebaut wie bei den Heliciden. In der Sinneskalotte der Tentakel sind Zellen mit runden Kernen neben solchen mit ovalen Kernen zu unterscheiden. Das Tentakelganglion teilt sich distal bei den oberen Tentakeln in drei, bei den untern in zwei Aeste. Der unverzweigte Teil ist von im Bindegewebe liegenden Drüsenzellen umgeben. Die Mundlappen weisen ähnliche Abschlussgewebe auf wie die Tentakel. Darunter beobachtet man zwei bis mehrere kleine Ganglien.

Ein Osphradium fehlt im Schlüpfstadium.

Am caudalen Rand des Schildes ist das postpalliale Organ (vgl. SIMROTH und HOFFMANN, 1928) ausgebildet. Es besteht aus einer dem caudalen Schildrand folgenden Rinne, deren cephal Wand Wimpern trägt. Die Funktion dieses Organs ist bisher ungeklärt.

Gonaden : Im Schlüpfstadium sind Spermovidukt- und Pisananlage zu erkennen (Abb. 34). Die Pisananlage ist ähnlich ausgebildet wie bei den beschriebenen Stylommatophora. Sie weist einen Durchmesser von 40μ auf; ihr einschichtiges Epithel ist ca. 10μ hoch. Wie bei *Achatina* mündet die Spermoviduktanlage in den distalen Teil der Pisananlage. Sie führt nach caudal zum Magen. Dorsal vom cephalen Magenabschnitt verläuft sie etwas nach links und führt dann auf der linken Magenseite ein kurzes Stück nach caudal. Sie wird nun lumenlos und endet blind im Bindegewebe. Die Spermoviduktanlage besteht aus einem Zellschlauch von ca. 20μ Durchmesser. Ihr einschichtiges Epithel ist ca. 7μ hoch und besteht aus kubischen Zellen (vgl. PABST, 1914).

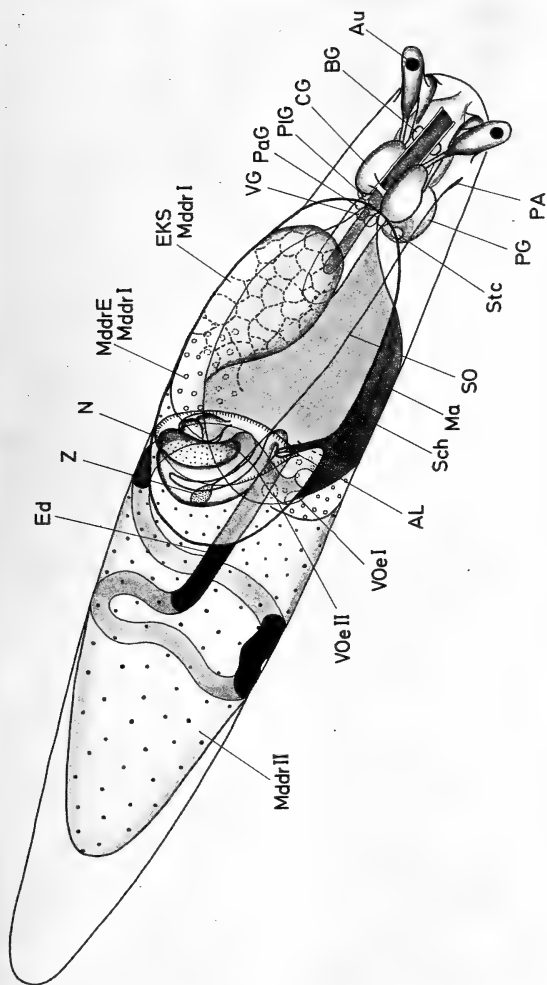


ABB. 38.

Deroceras agrestis

Schlüpfstadium, Länge des Tieres: 3,1 mm.

5. *Deroceras agrestis* (Limacidae)a. *Aussenform*

Die Form ist ähnlich wie bei *Arion*. Der Schildspalt befindet sich jedoch in der rechten caudalen Region des Schildes. Die Körperdecke ist schwach braun pigmentiert; sie ist leicht durchscheinend. Die unteren Tentakel können nur wenig weit vorgestreckt werden. Das Tier weist eine Länge von 3,1 mm auf (Abb. 38).

b. *Organe*

Darmorgane: Der Kiefer ist median fast ganz bis dorsal gespalten. Er trägt an den Spalträndern je einen Wulst, der sich gegen ventral verjüngt. Der Kiefer reicht am Gaumendach bis weit in den Pharynx hinein. Der Pharynx ist mit

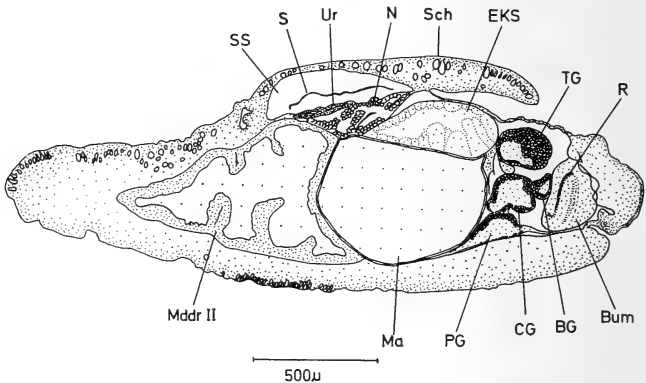


Abb. 39.

Deroceras agrestis
Sagittalschnitt.

kubischem Epithel ausgekleidet, welches dorsal medial eine Rinne aufweist. Die Radula ist wie beim Adulttier gebaut; sie ist jedoch kleiner. Der Oesophagus besteht aus einschichtigem kubischem Epithel. In der cephalen Hälfte ist er bewimpert. Ein abgesetzter Kropf fehlt.

Die paarige Speicheldrüse liegt über dem cephalen Teil des Magens. Ihre beiden Teile sind caudal verwachsen. Man beobachtet in ihr die gleichen Zellsorten wie bei *Arianta*. Zusätzlich sind bei *Deroceras* wenige Zellen von ca. 18 µ Durch-

messer vorhanden, deren Kerne am Zellrand liegen und deren Plasma von vielen sehr kleinen Vakuolen durchsetzt ist.

Der Magen ist im Gegensatz zum Arionmagen gross. Er nimmt etwa ein Viertel der Länge des Tieres ein (Abb. 39, 40). Seine Wand besteht in der cephalen Region aus dünnem Plattenepithel. Im mittleren und caudalen Teil ist bereits das für den adulten Magen typische Zylinderepithel vorhanden. Seine Zellhöhen

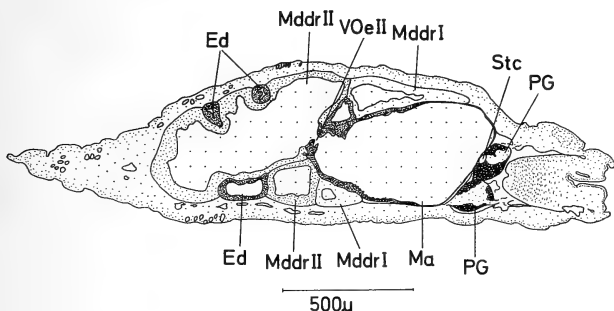


ABB. 40.

Deroceras agrestis
Frontalschnitt.

schwanken zwischen $12\ \mu$ und $30\ \mu$. Je nach Entwicklungszustand der untersuchten Exemplare besteht der grössere Teil der Magenwand aus Platten- oder Zylinderepithel.

Der Enddarm verlässt den Magen caudal ventral gegen links. Sein bewimpertes Epithel ist $10\text{--}18\ \mu$ hoch.

Bei *Deroceras* ist der Mitteldarmdrüsendifterikel II grösser als der Diverterikel I. Er füllt die caudale Hälfte des Tieres; in ihn sind die Enddarmschlingen eingebettet. Der Divertikel I liegt dem caudalen Abschnitt und der linken Seite des Magens an. Er reicht mit dem cephalen Teil nach dorsal auf den Magen und nach cephal bis über den caudalen Teil der Speicheldrüse (Abb. 38). Seine cephal Hälfte besteht aus dem Eiklarsack.

— Dieser ist aus einer Zellschicht gebildet, welche ein mit Eiklar gefülltes Lumen umgibt. Seine Zellen sind am cephalen Ende bis $135\ \mu$ hoch und $90\ \mu$ breit. Gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu nehmen sie kontinuierlich an Grösse ab. Der Eiklarsack geht ohne scharfe Trennung ins Mitteldarmdrüsenepithel über.

- Das Mitteldarmdrüsenepithel besteht hauptsächlich aus Eiklarzellen, welche in Umwandlung zu SR-Zellen stehen und den von WEISS beschriebenen für uns signifikanten Stadien c., m., l. und e. entsprechen (vgl. p. 328). Die grösseren Eiklarzellen messen ca. $40\ \mu$ Durchmesser. Daneben kommen junge Kalkzellen mit und solche ohne Vakuolen vor. Ihre Kerne messen ca. $12\ \mu$ Durchmesser. Undifferenzierte Zellen sind verteilt im ganzen Epithel vorhanden (Abb. 41). Die Verbindungsöffnung zum Magen befindet sich rechts caudal über dem Abgang des Enddarmes. Um sie herum beobachtet man, ähnlich wie bei *Arion*, ein bewimpertes Gewebestück, welches Magenepithel aufweist. Seine Ränder grenzen an kleinere Eiklarzellen von ca. $20\ \mu$ Durchmesser.

Das Epithel des Mitteldarmdrüsendifertikels II zeigt ähnlichen Aufbau. Man findet jedoch mehr SR-Zellen im Stadium e. Junge Kalkzellen und undiffe-

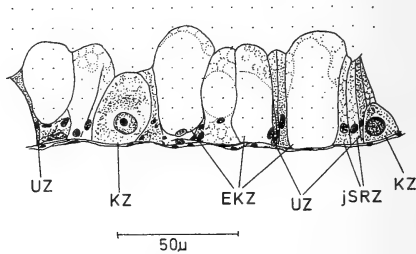


ABB. 41.

Deroceras agrestis

Ausschnitt aus dem Epithel des Mitteldarmdrüsendifertikels II.
JSRZ: junge SR-Zellen.

renzierte Zellen sind ebenfalls häufiger anzutreffen. Beide Divertikel sind ungegliedert und schliessen ein relativ grosses, mit Eiklar gefülltes Lumen ein.

Wie bei den bereits besprochenen Stylomatophora ist auch bei *Deroceras* der Divertikel II in der Ausdifferenzierung zur adulten Mitteldarmdrüse weiter fortgeschritten.

Exkretionsorgane: Es sind nicht in allen Tieren Urnierenreste zu finden. Es scheint, dass sie um den Schlüpfmoment herum vollständig abgebaut werden. Dort wo noch Urnierenreste vorhanden sind, zeigen sie ähnlichen Bau wie bei den Heliciden.

Die definitive Niere liegt ventral vom caudalen Teil des Schildes. Ihre Längsachse verläuft von links nach rechts, etwas gegen cephal gerichtet. Der

Nierenporus liegt auf der rechten Seite. Das Epithel ist gefaltet und umschliesst ein Lumen. Seine Zellen sind ähnlich gebaut wie bei den Nieren der Heliciden. Der primäre Ureter folgt vom Nierenporus dem caudalen Rand der Niere auf die linke Seite. Dort biegt er nach caudal rechts um und geht in den sekundären Ureter über. Dieser führt nach cephal und endet im dorsalen Teil des Schildspaltes gegenüber dem Anus. Das Epithel des Ureters ist einschichtig, kubisch und nicht gefaltet.

Nuchalzellen : Im Schlüpfstadium sind Nuchalzellen nur in früh geschlüpften Tieren anzutreffen. Sie gleichen denjenigen der Heliciden.

Herz und Atemhöhle : Das Herz liegt cephal der Niere an. Links befindet sich der Ventrikel, rechts das Atrium. Der gewebliche Bau ist ähnlich wie bei *Arion*. Anders als bei *Arion* enthält die Atemhöhle von *Deroceras* nur im Dach Blutlakunen. Sie mündet in einem schmalen Rohr am caudalen Rand des Schildspaltes nach aussen und nicht wie bei *Arion*, neben Anus und Uretermündung im Spalt selbst.

Ganglien : Alle Ganglien sind deutlich ausgebildet. Sie sind gross im Vergleich zur Länge des Tieres. Die Pleural-, Parietal- und Visceralganglien sind wie bei *Arion* gegenüber den Pedal- und Cerebralganglien auffällig klein. Beim Adulttier ist dieser Unterschied nicht mehr so gross. Man kann grosskernige und kleinkernige Ganglienzellen unterscheiden. Die grossen Kerne messen 10–11 μ Durchmesser, die kleinen ca. 7 μ .

Sinnesorgane : Augen und Tentakel sind ähnlich gebaut wie diejenigen der Heliciden. Ein Osphradium ist nicht zu finden. Das postpalliale Organ besteht wie bei *Arion* aus einer Rinne am caudalen Schildrand, die jedoch ventral einen Wulst aufweist. Es ist mit dem Schalensack durch einen Kanal verbunden.

Gonaden : Es sind Zwitterdrüse, Zwittergang, Spermovidukt- und Penisanlage ausgebildet (Abb. 38). Alle vier Teile sind miteinander verbunden. Caudal vom Magen, medial dorsal im Mitteldarmdrüsendifertikel II eingebettet, liegt die Zwitterdrüse. Sie besteht aus Zellen mit feingranuliertem Plasma ohne Vakuolen und runden Kernen von 7–9 μ Durchmesser. Von ihr führt der Zwittergang rechts dorsal am Magen vorbei in die Spermoviduktanlage. Der Zwittergang besteht aus einem Zellrohr von ca. 12 μ Durchmesser. Sein Epithel ist ca. 5 μ hoch. Die Spermoviduktanlage weist einen Durchmesser von ca. 9 μ auf; ihr Epithel ist ca. 3 μ hoch. Sie verläuft gegen rechts cephal in die Penisanlage, welche die gleiche Lage wie bei *Arion* einnimmt. Die Penisanlage besteht aus einem einschichtigen Zellschlauch, welcher bei der Mündung nach aussen ca. 15 μ Durchmesser misst. Im caudalen Teil erweitert sie sich stark; ihr Durchmesser beträgt dort ca. 50 μ .

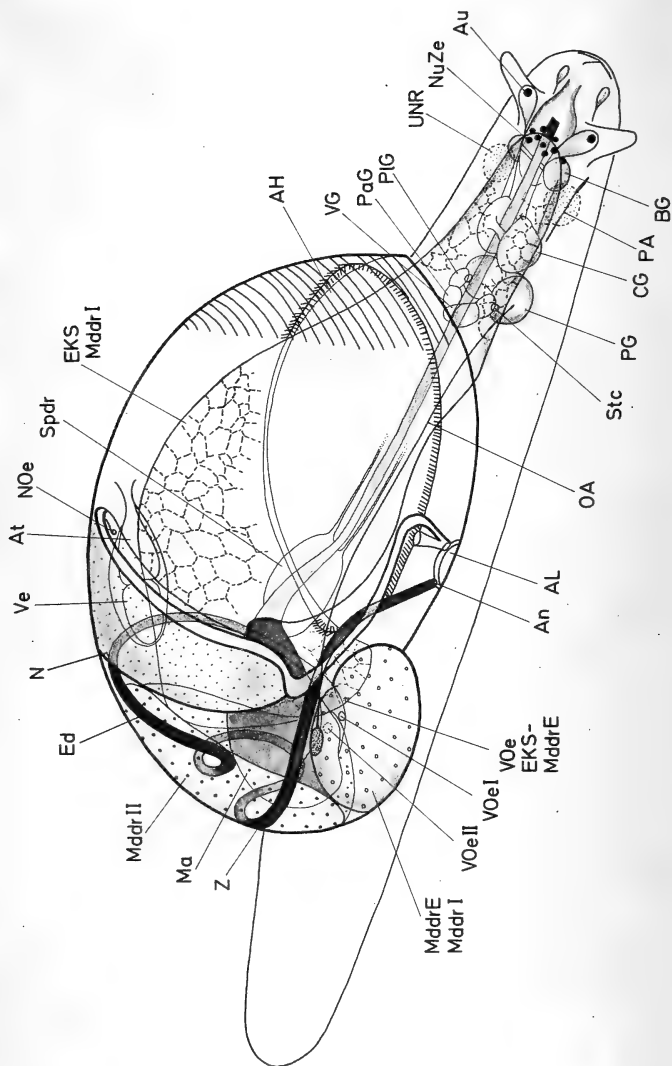


Abb. 42.

Succinea putris
Schlüpfstadium, Schalenlänge: 1,0 mm.

6. *Succinea putris* (Succineidae)

a. *Aussenform*

Schale: Sie ist rechtsgewunden, zählt $\frac{3}{4}$ Windungen und hat eine Länge von 1,0 mm. Ihre Oberfläche ist regelmässig quer profiliert; die Schale ist dünn und transparent.

Weichkörper: Er weist adultähnliche Form auf. Das obere Tentakelpaar ist ausgebildet; die Augen können aber noch nicht an die Spitze vorgeschoben werden. Die unteren Fühler sind noch nicht sichtbar. Es ist keine Podocyste vorhanden (vgl. SCHMIDT, F., 1894) (Abb. 42).

b. *Organe*

Darmorgane: Der Kiefer bedeckt das Gaumendach wie bei *Deroceras* weit nach innen. Die Radula ist wie beim adulten Tier gebaut, wenn auch kleiner. Der Oesophag zeigt drei bewimperte Längswülste. Er besteht aus kubisch bis zylindrischen Zellen, die bis $18\ \mu$ hoch sind. Ein Kropf ist nicht zu unterscheiden. Die unpaare Speicheldrüse liegt ventral vom caudalen Abschnitt des Oesophags. Sie ist ähnlich gebaut wie bei den Heliciden.

Der Magen besteht aus einem einschichtigen Epithel mit zylindrischen, bis $25\ \mu$ hohen Zellen, mit basal liegenden Kernen. An das Magenepithel ist eine aus wenigen Zellen bestehende Muskelschicht angelagert. Der Enddarm verlässt den Magen an der ventralen Seite. Er führt links der Schale anliegend nach dorsal medial und steigt an der rechten Schalenwand etwas gegen ventral ab. Dann beschreibt er links vom Magen eine Schlaufe und führt dem caudalen Teil der Schale anliegend wieder nach rechts cephal. Er mündet in der Mantelhöhle neben der Atemöffnung nach aussen. Sein Epithel besteht aus kubischen bewimperten Zellen.

Der grössere Mitteldarmdrüsendifertikel I umgibt den Magen links, ventral und rechts. Er besteht aus dem Eiklarsack und aus Mitteldarmdrüsenepithel. Der Eiklarsack bildet den grossen cephalen Teil des Divertikels I. Er wölbt sich von ventral in die Atemhöhle vor und reicht nach cephal bis zur Basis der oberen Tentakel (Abb. 42, 43). Das Mitteldarmdrüsenepithel liegt rechts neben dem Magen und führt unter diesem durch nach links zum Eiklarsack (Abb. 44).

— Das Epithel des Eiklarsackes umgibt ein grosses mit Eiklar gefülltes Lumen. Die Zellen weisen im cephalen Teil Durchmesser bis $90\ \mu$ auf; ihre Kerne sind durch die Vakuolen flachgedrückt und liegen am apikalen Rand. Der Eiklarsack ist im caudalen ventralen Teil durch eine kleine Öffnung mit dem Mitteldarmdrüsenepithel verbunden. Die Eiklarzellen werden gegen diese Stelle kontinuierlich kleiner; ihre Kerne liegen dort basal. Der Übergang Eiklarsack-Mitteldarmdrüsenepithel ist nicht fliessend wie z.B. bei *Deroceras*.

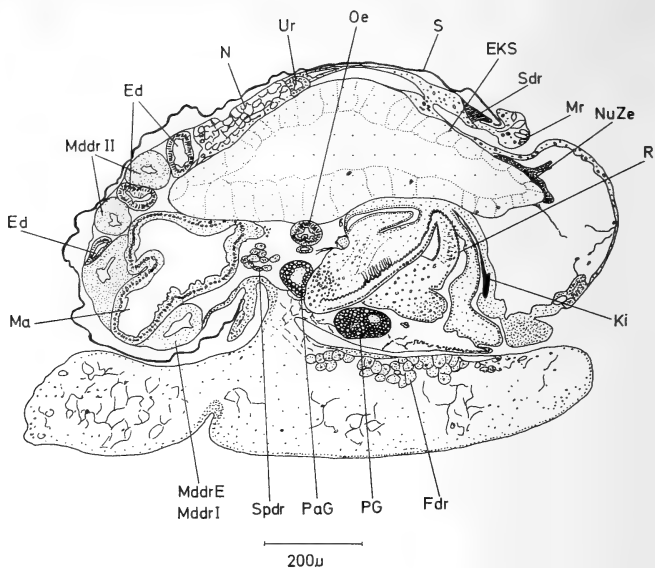


ABB. 43.

Succinea putris
Sagittalschnitt.

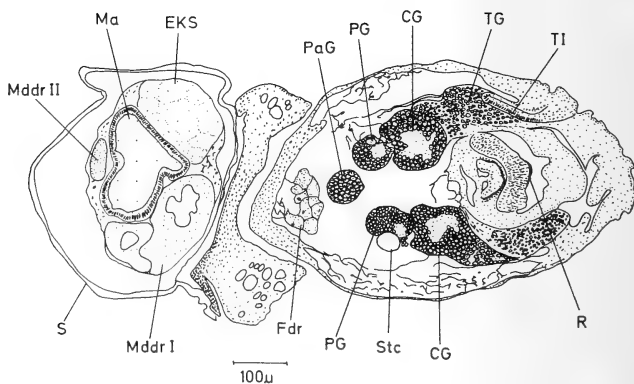


ABB. 44.

Succinea putris
Frontalschnitt.

Das Drüsenepithel stösst bei *Succinea* an die Zellen des Eiklarsackes., ähnlich wie bei *Planorbis*. Die Eiklarzellen haben an der Übergangsstelle jedoch die gleiche Höhe wie die Zellen des Mitteldarmdrüsenepithels. Ihre Vakuole ist nicht unterteilt (Abb. 46).

- Das Mitteldarmdrüsenepithel ist in Follikel gegliedert. Es weist viele fast fertig ausdifferenzierte SR-Zellen auf. Sie sind mit feinen Granula angefüllt, ihre Kerne liegen basal und messen ca. $8\ \mu$ Durchmesser. Am apikalen Rand der Zellen ist das für SR-Zellen typische feingestreifte Band zu erkennen (Abb. 45). Die von THIELE (1953) für SR-Zellen von *Succinea elegans* beschriebenen basalen Vakuolen sind noch nicht zu beobachten.

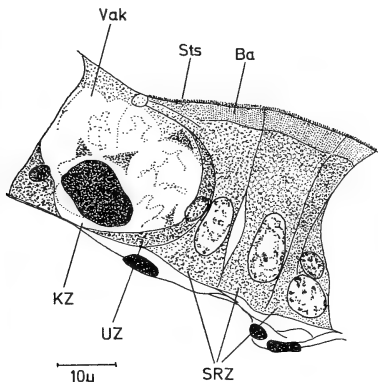


ABB. 45.

Succinea putris

Ausschnitt aus dem Epithel des Mitteldarmdrüsendifertikel II.

Ba: Für adulte SR-Zellen charakteristisches apikales, gestreiftes Band.

Sts: Apikaler Stäbchensaum.

Neben den SR-Zellen sind häufig Kalkzellen zu finden. Ihre Kerne weisen Durchmesser von $13\text{--}15\ \mu$ auf. Sie enthalten 1—2 Vakuolen. Neben diesen beiden Zellsorten sind undifferenzierte Zellen vorhanden; ihr Kerndurchmesser beträgt ca. $7\ \mu$.

Rechts ventral besteht im Magen die Verbindungsöffnung zum Mitteldarmdrüsendifertikel I. Das Magenepithel geht dort kontinuierlich ins Mitteldarmdrüsenepithel über.

Der kleinere Mitteldarmdrüsendifertikel II liegt zwischen Magen und caudaler Schalenwand. Er reicht dorsal bis zur Niere. Sein Epithel ist follikulär gegliedert und zeigt ebenfalls nahezu adulten Bau. Bei den SR-Zellen ist zum Teil

ein Stäbchensaum zu beobachten. Die Kalkzellen sind oft grösser als im Abschnitt I und enthalten 1—4 Vakuolen. Undifferenzierte Zellen sind besonders um die Kalkzellen herum vorhanden. (Abb. 45).

Der Mitteldarmdrüsendivertikel II ist mit dem Magen durch eine kleine Öffnung in dessen linkem ventralem Teil verbunden.

Es fällt auf, dass bei *Succinea* trotz dem grossen Eiklarsack die bereits vorhandenen Mitteldarmdrüsenepithelien adultähnlich gebaut sind (vgl. p. 394).

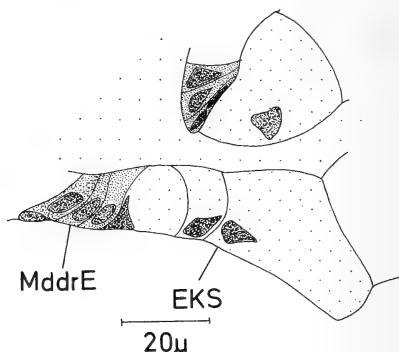


ABB. 46.

Succinea putris

Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack (Frontalschnitt).

Exkretionsorgane: Links und rechts neben der Spitze des Eiklarsackes sind Reste der Urnieren vorhanden. Ihr Aufbau ist ähnlich wie bei denjenigen der Heliciden.

Die definitive Niere liegt quer unter dem caudalen dorsalen Teil der Schale. Der Nierenporus befindet sich auf der linken Seite. Von dort führt der primäre Ureter nach rechts dem cephalen Rand der Niere entlang. Am rechten Ende geht er in den sekundären Ureter über der gegen cephal verläuft und neben der Atemöffnung nach aussen mündet. Das Epithel des Ureters ist einschichtig und kubisch.

Nuchalzellen: Sie sind am cephalen Ende des Eiklarsackes zu finden. Ihre Form ist rund bis ovoid; sie messen bis $27\ \mu$ Durchmesser. Oft enthalten sie ca. 5 kleine Vakuolen. Man findet aber auch Tiere, deren Nuchalzellen keine Vakuolen aufweisen.

Herz und Atemhöhle: Das Herz befindet sich ventral dem linken Teil der Niere. Caudal liegt der Ventrikel, cephal das Atrium. Die Herzmuskulatur ist erst schwach ausgebildet.

Die Atemhöhle enthält nur im Dach Blutlakunen. Wie bei den Heliciden sind auch bei *Succinea* noch keine Gefässe ausgebildet. Von ventral wölbt sich der Eiklarsack in die Atemhöhle vor.

Ganglien: Alle Ganglien sind deutlich ausgebildet. Sie sind im Vergleich zur Körperlänge sehr gross. Es sind ebenfalls zwei Zellsorten zu beobachten: a. grössere Ganglienzellen, deren Kerne 12–24 μ Durchmesser aufweisen, und kleinere, mit Kerndurchmessern von ca. 7 μ .

Sinnesorgane: Die Augen können nicht in die Fühlerspitze vorgeschoben werden. In ihrem Bau gleichen sie denjenigen der beschriebenen Stylommatophora. Die oberen Tentakelganglien sind ausgebildet, werden aber ebenfalls noch nicht in die Tentakelspitzen vorgeschoben. Das untere Tentakelpaar ist erst in der Anlage vorhanden. Die Sinneskalotte besteht aus wenigen Zellen. Vom Tentakelganglion ist eine kleine Zellkernansammlung zu erkennen; die Fasermasse ist erst sehr spärlich vorhanden.

Ein Osphradium fehlt.

Gonaden: Rechts neben dem Magen, dorsal im Mitteldarmdrüsendifertikel eingebettet, liegt die Zwitterdrüse. Im Zentrum besteht sie aus Zellen mit ca. 8 μ durchmessenden Kernen, während die Zellen der äusseren Region Kerne mit 5–6 μ Durchmesser aufweisen. Das Plasma beider Zellsorten ist feingranuliert und enthält keine Vakuolen (Abb. 47). Von der Zwitterdrüse führt der Zwittergang rechts neben dem Eiklarsack nach cephal in die Oviduktanlage (Abb. 42). Der Zwittergang besteht aus einem lumenlosen ca. 9 μ dicken Zellstreifen. Die Oviduktanlage verläuft weiter nach cephal und mündet auf der Höhe des rechten Pleuralganglions nach aussen. Sie besteht aus einem einschichtigen Zellschlauch von ca. 10 μ Durchmesser; ihr Epithel ist ca. 5 μ hoch. Die Penisanlage, welche die gleiche Lage aufweist wie bei den beschriebenen Stylommatophora, hat caudal vom rechten oberen Fühler ihre eigene Öffnung nach aussen (Abb. 42). Bei manchen Tieren besteht sie erst aus einer kleinen Einsenkung der Körperdecke caudal vom rechten oberen Tentakel. Bei andern untersuchten Exemplaren ist sie bereits ca. 65 μ lang. Ihr Durchmesser beträgt ca. 20 μ , und das einschichtige kubische Epithel ist ca. 6 μ hoch.

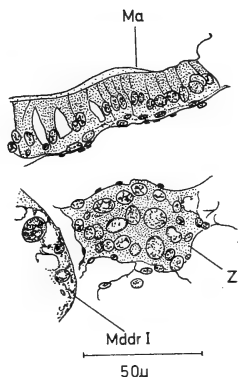


ABB. 47.

Succinea putris
Zwitterdrüse (Frontalschnitt).

TAB. I. Übersicht über die Organe im Schlüpfstadium

	<i>Planorbis</i>	<i>Physa</i>	<i>Limnæa</i>	<i>Arlanta</i>	<i>Helix</i>
Schale	1 Windung linksgewunden Durchmesser: 0,68 mm	1 Windung linksgewunden Länge: 0,72 mm	1½ Windungen rechtsgewunden Länge: 1,3 mm	1½ Windungen rechtsgewunden Durchmesser: 2,4 mm	1½ Windungen rechtsgewunden Durchmesser: 5,9 mm
Pharynx	zwei bewimperte Zellreihen	unbewimpert	unbewimpert	dorsal bewimpert	dorsal bewimpert
Radula	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Vorderdarm	cephale Hälfte bewimpert	bewimpert	bewimpert, Kropf	Längswülste, Kropf	Längswülste, Kropf
Speicheldrüse	paarig, caudal verwachsen	paarig, caudal verwachsen	unpaarig	unpaarig	unpaarig
Magen	Zylinderepithel, mehrere Schichten Muskelzellen	kubisches Epithel, 1—2 Schichten Muskelzellen	Zylinderepithel, mehrere Schichten Muskelzellen	kubisches Epithel, wenige Muskelzellen	Zylinderepithel, 2 Schichten Muskelzellen
Mitteldarmdrüsen- divertikel I	– Eiklarsack gross Zelldurchmesser: 100—110 µ. – Drüsenepithel: SR-Zellen im Stadium I. und e., Kalkzellen, undif- ferenzierte Zellen	– Eiklarsack klein, Zelldurchmesser: 45—50 µ. – Drüsenepithel: SR-Zellen, Kalk- zellen, undifferen- zierte Zellen	– Eiklarsack gross, Zelldurchmesser: 120 µ. – Drüsenepithel: SR-Zellen im Stadium e., Kalk- zellen, undifferen- zierte Zellen	– Eiklarsack gross Zelldurchmesser: 120 µ. – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR- Zellen im Stadium I., e.; Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	– Eiklarsack gross Zelldurchmesser: bis 150 µ. – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR- Zellen Stadium I., e., Kalkzellen, undif- ferenzierte Zellen
Mitteldarmdrüsen- divertikel II	– Eiklarsack gross Zelldurchmesser: 90 µ. – Drüsenepithel: wenige undiffe- renzierte Zellen	– Eiklarsack wie bei Mdddiv. I – Drüsenepithel: SR-Zellen, Kalk- zellen, undifferen- zierte Zellen	– Eiklarsack wie bei Mdddiv. I – Drüsenepithel: SR-Zellen im Stadium e., Kalk- zellen, undiff. Zellen	nur Drüsenepithel: wenige Eiklarzellen, viele SR-Zellen im Stadium I., e., Kalk- zellen undifferenzierte Zellen	nur Drüsenepithel: wenige Eiklarzellen, viele SR-Zellen im Stadium e., Kalk- zellen, undifferenzierte Zellen

	<i>Planorbis</i>	<i>Physa</i>	<i>Limnaea</i>	<i>Arianta</i>	<i>Helix</i>
Enddarm	bewimpert, After bei einzelnen Exemplaren noch geschlossen	in Magen Nähe bewimpert	in Magen- und After Nähe bewimpert	im letzten Viertel bei einigen Exemplaren bewimpert	im letzten Viertel bei einzelnen Exemplaren bewimpert
Urnieren	abgebaut	abgebaut	abgebaut	von beiden Urnieren Reste vorhanden	von beiden Urnieren Reste vorhanden
Definitive Niere	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Nuchalzellen	mit Vakuolen, Durchmesser bis 25 μ	mit Vakuolen, Durchmesser bis 22 μ	mit Vakuolen, Durchmesser bis 21 μ	mit Vakuolen, Durchmesser bis 30 μ	mit Vakuolen, Durchmesser bis 45 μ
Ventrikel und Atrium	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Atemhöhle	Blutlakunen im Dach, Atemöffnung gross	Blutlakunen im Dach	Blutlakunen im Dach	Blutlakunen im Dach	Blutlakunen im Dach
Augen	adultähnlich	adultähnlich, gross im Vergleich zur Körperlänge	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich, bei einzelnen Exemplaren noch nicht fertig ausgebildet
Osphradium	unpaares Bläschen	unpaares Bläschen	Bläschen, dorsal geteilt	Leiste in Mantelhöhle	nicht vorhanden
Ganglien	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross
Gonaden	– Oviduktanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Oviduktanlage – Penisanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Oviduktanlage – Penisanlage	– Spermovidukt- und Penisanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Spermovidukt- und Penisanlage

	<i>Achatina</i>	<i>Arion</i>	<i>Deroceras</i>	<i>Succinea</i>
Schale	2 $\frac{3}{4}$ Windungen rechtsgewunden violette Zeichnung Länge: 5,4 mm	Innenschale	Innenschale	$\frac{3}{4}$ Windung rechtsgewunden Länge: 1,0 mm
Pharynx	dorsal bewimpert	Längsfalten	mediale Rinne, unbewimpert	unbewimpert
Radula	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Vorderdarm	Längswülste, Kropf	bewimperte Längswülste, Kropf	cephale Hälfte bewimpert	3 bewimperte Längswülste
Speicheldrüse	unpaarig	unpaarig	paarig, caudal verwachsen	unpaarig
Magen	kubisches Epithel, 2—3 Schichten Muskelzellen	Zylinderepithel, 1—2 Schichten Muskelzellen	z. T. Platten-, z. T. Zylinderepithel, wenige Muskelzellen	Zylinderepithel, wenige Muskelzellen
Mitteldarmdrüsen- divertikel I	– Eiklarsack klein, Zelldurchmesser: 170 μ . – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadium c., m., l., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	– Eiklarsack klein, Zelldurchmesser: 105 μ . – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stad. e., Kalkzellen, undiff. Zellen	– Eiklarsack klein, Zelldurchmesser: bis 135 μ . – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadium c., m., l., e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	– Eiklarsack gross, Zelldurchmesser: 90 μ . – Drüsenepithel: SR-Zellen, Kalkzellen, undifferenzierte Zellen
Mitteldarmdrüsen- divertikel II	nur Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadium c., m., l., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	nur Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadium e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	nur Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadium c., m., l., e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	nur Drüsenepithel: SR-Zellen, Kalkzellen, undifferenzierte Zellen

	<i>Achatina</i>	<i>Arion</i>	<i>Deroceras</i>	<i>Succinea</i>
Enddarm	bewimpert	bewimpert	bewimpert	bewimpert
Urnieren	nur von rechter Urniere Reste vorhanden	abgebaut	bei einzelnen Exemplaren Reste vorhanden	von beiden Urnieren Reste vorhanden
Definitive Niere	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Nuchalzellen	mit Vakuolen, Durchmesser bis 30 μ	abgebaut	bei einzelnen Exemplaren völlig abgebaut	z.T. mit Vakuolen, Durchmesser bis 27 μ
Ventrikel und Atrium	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Atemhöhle	Blutlakunen im Dach, Lungenvene ausgebildet	Blutlakunen im Dach und am Boden	Blutlakunen im Dach, von Anus und Ureter getrennte Atemöffnung	Blutlakunen im Dach
Augen	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich, können nicht in die Tentakelspitze vorgeschoben werden
Osphradium	nicht vorhanden	nicht vorhanden	nicht vorhanden	nicht vorhanden
Ganglien	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross. Cerebral- und Pedalganglien im Verhältnis zu den übrigen Ganglien grösser als beim Adultus	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross
Gonaden	– Spermoviduktanlage – Penisanlage	– Spermoviduktanlage – Penisanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Spermovidukt- und Penisanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Spermovidukt- und Penisanlage

TAB. II.

Eigrösse, Schalenlänge im Schlüpfmoment, Embryonalzeit und Entwicklungstemperatur

	Totalei in mm		Eizelle Durchmesser in μ	Schalenlänge/ -durchmesser in mm	Embryonalzeit in Tagen	Entwicklungs- temperatur in °C
	Länge	Breite				
<i>Planorbis</i> . .	1,27	0,91	140	0,68	9—11	25
<i>Physa</i> . . .	0,93	—	170	0,72	9	25
<i>Limnaea</i> . .	1,39	1,03	130	1,3	11	25
<i>Arianta</i> . . .	2,88	—	170	2,4	17—20	19—22
<i>Helix</i>	6,42	6,01	200	5,9	13—20	25
<i>Achatina</i> . .	6,34	5,25	? ¹	5,4	15 ²	>25
<i>Arion</i>	3,44	—	210	8 ³	27—31	19—22
<i>Deroceras</i> . .	2,04	1,82	150	3,1 ³	17—25	19—22
<i>Succinea</i> . .	1,67	—	150	1,0	10	25

¹ Die frisch abgelegten Eier enthalten Keime, deren Entwicklung bereits weit fortgeschritten ist.² Nach Ghose (1962), ohne Angaben über die Entwicklungstemperatur.³ Totallänge des Tieres.

IV. DISKUSSION

A. VARIABILITÄT IM SCHLÜPFSTADIUM INNERHALB DER ART

1. *Schale*: Die Variabilität der Schalenlängen innerhalb der Art ist bei den untersuchten Pulmonaten-Arten im Vergleich zu den Prosobranchiern mit Nöhreier-Entwicklung gering (vgl. FIORONI, 1966, Tab. XLIV). Die Abweichungen der Schalenlängen vom arithmetischen Mittel betragen bei keiner schalentragenden Art mehr als $\pm 16\%$. Sie sind vergleichbar mit denjenigen von Prosobranchiern, die sich embryonal von Eiklar ernähren, wie z.B. *Fusus*. FIORONI und PORTMANN (1968) erklären die geringe Variabilität der Schalenlänge im Schlüpfstadium bei *Fusus* mit der relativ einfach auszuführenden Eiklaraufnahme. Die Nöhreieraufnahme dagegen ist komplizierter: Zum Teil werden die Nöhreier von den Embryonen ganz verschlungen oder sie werden mit dem Velum gedreht, so dass sich Dotterplättchen ablösen. Diese Aufgaben werden von den einzelnen Embryonen verschieden gut gelöst, was sich in grösseren Entwicklungsunterschieden und damit auch in einer grösseren Variabilität der Schalenlängen im Schlüpfstadium äussert (vgl. FIORONI, 1966).

2. *Innere Organe* : Die Variabilität in der Ausbildung der Organe innerhalb der Art ist im Schlüpfstadium ebenfalls gering.

Bei *Planorbis* ist der Anus bei einigen der untersuchten Exemplare noch geschlossen.

Physa weist Unterschiede in der Grösse der Eiklarsäcke auf. Bei *Arianta* sind zum Teil noch grosse Urnierenreste anzutreffen. In früh geschlüpften Tieren bilden die Nuchalzellen noch ein zusammenhängendes Gewebe, während sie bei später geschlüpften Exemplaren als freie Zellen im Bindegewebe liegen (vgl. p. 355).

Die Schlüpfstadien von *Helix* zeigen bezüglich Urnierenreste und Nuchalzellen die gleichen Unterschiede wie diejenigen von *Arianta*. Einige der untersuchten Tiere haben noch nicht fertig ausgebildete Augen.

Deroceras weist in der Magenwand neben dem embryonalen Plattenepithel mehr oder weniger Zylinderepithel auf (vgl. p. 373). Urnierenreste und Nuchalzellen sind nicht in allen Tieren zu beobachten.

Bei *Succinea* besteht die Pisananlage erst in einer kleinen Einsenkung der Körperdecke oder sie ist bereits als kurzer Schlauch ausgebildet.

B. VERGLEICH SCHLÜPFSTADIUM-ADULTTIER

Die frisch geschlüpften Pulmonaten gleichen äusserlich dem Adulttier. Im Organbestand und in der histologischen Ausdifferenzierung der Organe bestehen jedoch grössere Abweichungen.

Die Torsion ist bei allen untersuchten Arten im Schlüpfstadium abgeschlossen.

Darmorgane : Bei *Planorbis*, den Heliciden und *Achatina* ist der Pharynx im Schlüpfmoment noch bewimpert. Der Oesophagus zeigt bei den Basommatophora, bei *Arion*, *Deroceras* und *Succinea* zum Teil ganz, zum Teil nur im cephalen Teil noch Bewimperung. Die Eiklaraufnahme geschieht mit Hilfe der Wimpern in Pharynx und Oesophagus und dauert bis zum Schlüpfen an. Das erklärt die wenigstens noch teilweise vorhandene Bewimperung von Pharynx und Vorderdarm im Schlüpfmoment.

Der Magen weist bei *Helix* im Gegensatz zum Adulttier noch keine Schleimzellen auf. Das Magenepithel von *Arianta* und *Deroceras* besteht zum Teil aus Plattenepithel, was allerdings bei *Arianta* auf eine Dehnung des Magens infolge der starken Eiklaraufnahme vor dem Schlüpfen zurück zu führen ist (vgl. p. 350). Ausser bei *Limnaea* und *Planorbis* sind bei allen Arten erst wenige Schichten Muskelzellen an das Magenepithel angelagert.

Die Mitteldarmdrüse ist bei allen untersuchten Arten nicht definitiv ausgebildet. Mindestens ein Teil des Eiklarsackes ist noch vorhanden und wird erst

postembryonal zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse umgebaut. In den Mitteldarmdrüsenepithelien erkennt man bereits die adulten Zelltypen, sie sind jedoch noch nicht definitiv ausdifferenziert. In den Drüsenepithelien von *Achatina*, *Arion* und *Deroceras* sind noch sehr viele Eiklarzellen vorhanden.

Exkretionsorgane : Während bei den Basommatophora die Urnieren im Schlüpfmoment völlig abgebaut sind, findet man bei den Stylommatophora ausser bei *Arion* noch Urnierenreste. Sie sind jedoch nicht mehr funktionsfähig. Die Ausführgänge sind teilweise abgebaut und nur bei den Heliciden konnte noch vereinzelt eine Wimperflamme gefunden werden. Die definitive Niere weist geweblich adulten Bau auf.

Nuchalzellen : Ausser bei *Arion* und bei einzelnen Exemplaren von *Deroceras* sind bei allen Arten im Schlüpfstadium Nuchalzellen zu finden. Bisher sind Nuchalzellen innerhalb der Pulmonaten nur für die Basommatophora und *Achatina* beschrieben worden. Sie scheinen jedoch bei allen Pulmonaten vorzukommen. Das Fehlen von Nuchalzellen im Schlüpfstadium bei *Arion* ist vermutlich auf die lange Entwicklungszeit dieser Art zurück zu führen (vgl. Tab. II). Die Basommatophora enthalten im Schlüpfstadium noch um 100 Nuchalzellen, was auch für *Succinea* gilt. Die Heliciden und *Achatina* weisen gegen 1000 Nuchalzellen auf.

Herz und Atemhöhle : Das Herz ist bei allen untersuchten Arten ausgebildet. Die Atemhöhle weist im Schlüpfstadium Blutlakunen auf. Gefässe sind noch nicht ausgebildet, ausser bei *Achatina*, wo die Lungenvene bereits deutlich zu erkennen ist.

Bei *Planorbis* weist das Adulttier in der Atemhöhle zwei Falten auf, durch welche sie in zwei Abschnitte geteilt werden kann. Im Schlüpfstadium ist erst die Anlage einer Falte zu erkennen.

Ganglien : Die Ganglien sind im Schlüpfstadium stark positiv allometrisch ausgebildet. Ihre Proportionen entsprechen noch nicht überall denjenigen der adulten Ganglien. Bei *Arion* und *Deroceras* sind die Pleural-, Parietal- und Visceralganglien verglichen mit den Pedal- und Cerebralganglien im Schlüpfstadium sehr klein. Beim Adultus ist dieser Unterschied nicht mehr so auffällig (vgl. p. 370 und 375). Das linke Parietalganglion ist bei den adulten Heliciden meistens mit dem Visceralganglion verschmolzen, während im Schlüpfstadium beide Ganglien auch äusserlich deutlich getrennt sind.

Sinnesorgane : Augen und Tentakel sind ausser bei *Helix* und *Succinea* wie beim Adulttier ausgebildet. *Helix* weist im Schlüpfstadium zum Teil geweblich noch nicht voll ausdifferenzierte Augen auf. Bei *Succinea* können die Augen nicht in die Tentakelspitzen vorgeschoben werden. Die sehr kleine Anlage des zweiten Tentakelpaares ist bei *Succinea* äusserlich kaum zu erkennen.

Das Osphradium der Basommatophora ist im Schlüpfstadium noch klein; bei *Limnaea* ist die spätere Zweiteilung erst angedeutet.

Gonaden: Im Gegensatz zu den Prosobranchiern, wo die Gonaden im Schlüpfmoment meistens fehlen, sind bei allen untersuchten Pulmonaten-Arten Teile davon im Schlüpfstadium angelegt. Bei *Physa*, *Limnaea*, *Helix*, *Deroceras* und *Succinea* ist die Zwitterdrüse bereits deutlich ausgebildet. Vermutlich ist sie auch bei *Planorbis*, *Arianta*, *Achatina* und *Arion* in Form weniger undifferenzierter Zellen angelegt. Man müsste sie bei diesen Arten jedoch von Postembryonalstadien, in welchen sie deutlich erkennbar ist, zurück verfolgen, um ihre Anlage im Schlüpfstadium zu finden.

Spermovidukt- oder Oviduktanlage und Penisanlage sind, ausser bei *Planorbis*, bei allen Arten zu erkennen.

Bei *Succinea* weist die Oviduktanlage eine eigene Öffnung nach aussen auf, welche caudal von der Öffnung der Penisanlage liegt. Beim Adulttier sind beide zu einer gemeinsamen Öffnung vereinigt.

Generelles: Nach BLOCH (1938) fallen der Abbau des Eiklarsackes und der Nuchalzellen und die Ausdifferenzierung der Mitteldarmdrüse bei den Basommatophora ungefähr in die Zeit des Ausschlüpfens. Wenn diese Vorgänge sich oft mehr oder weniger über das Schlüpfen hinausziehen, so sei das mit dem beträchtlichen Variieren des Schlüpfmomentes zu begründen. Wie DAWYDOFF (1928) betrachtet BLOCH die Metamorphose im Schlüpfstadium als beendet.

Unser Vergleich Schlüpfstadium-Adulttier zeigt aber, dass die Metamorphose der Pulmonaten im Schlüpfstadium trotz äusserlicher Adultähnlichkeit noch nicht abgeschlossen ist. Die Variabilität in der Ausbildung der Organe ist im Schlüpfstadium gering (vgl. p. 386). Sie kann, entgegen der Annahme von BLOCH, nicht als Erklärung für das Weiterbestehen von Eiklarsack und Nuchalzellen nach dem Schlüpfen gelten. Im Schlüpfmoment sind zudem noch Reste anderer Larvalorgane vorhanden.

C. DIE MITTELDARMDRÜSE

Im Schlüpfstadium sind sowohl in topographischer als auch in histologischer Hinsicht zwischen den verschiedenen Pulmonatenfamilien Unterschiede zu beobachten.

1. Die Lage der Mitteldarmdrüsendifertikel

Die Mitteldarmdrüsendifertikel werden von der Torsion nur wenig berührt. Sie ändern ihre Lage in Bezug auf die Körperachse vor allem in Folge des Wachstums der Schale (Volution). Bei Tieren, deren Schalenspirale im Schlüpf-

moment noch in einer Ebene liegt, haben die Mitteldarmdrüsendifertikel ihre ursprüngliche Lage nahezu beibehalten: Der Divertikel I liegt links, der Divertikel II rechts der Körperachse. Diese Verhältnisse sind bei den Heliciden zu beobachten. Bei *Planorbis* haben die Mitteldarmdrüsendifertikel aus dem gleichen Grund ebenfalls ihre ursprüngliche Lage beibehalten. Da *Planorbis* aber eine linksgewundene Schnecke ist, liegt dementsprechend der Abschnitt I rechts, der Abschnitt II links der Körperachse (vgl. Abb. 48).

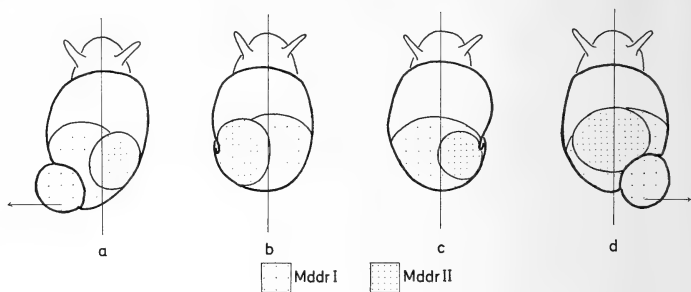


ABB. 48.

Schematische Darstellung der Lage der Mitteldarmdrüsendifertikel im Schlüpfstadium bei schalentragenden Formen:

a.: *Physa*, b.: *Planorbis*, c.: *Helix*, d.: *Limnaea*.

Ansicht von dorsal. Erklärung im Text.

Pulmonaten, deren Schalenspirale bereits im Schlüpfstadium längs der Spindelachse auseinandergezogen ist, wie z.B. *Limnaea*, *Physa*, *Achatina* und *Succinea*, zeigen andere Verhältnisse. Der ursprünglich linke Mitteldarmdrüsendifertikel I, welcher in der ersten Schalenwindung liegt, wird mit dem Wachstum der Schale mehr oder weniger auf die rechte Seite der Körperachse gezogen. Der Divertikel II kommt dorsal oder links vom Magen zu liegen. Diese Situation liegt bei *Limnaea* und *Achatina* vor. *Physa*, eine linksgewundene Schnecke, weist spiegelbildliche Anordnung auf (Abb. 48a.). Bei *Succinea*, welche erst $\frac{3}{4}$ Schalenwindung aufweist, ist erst ein kleiner Teil des Mitteldarmdrüsendifertikels I ventral vom Magen nach rechts hinübergezogen worden. Die cephal Lage des Divertikels I bei *Succinea* steht mit der Schalenform in enger Beziehung: Auf Kosten der Windungszahl ist die Schale stark gegen cephal erweitert (Abb. 42).

Bei den Nacktschnecken *Arion* und *Deroceras* findet man andere Verhältnisse. Die Lage der Mitteldarmdrüsendifertikel hängt hier von der Lage und Grösse der Enddarmschlingen ab und kann nach SIMROTH und HOFFMANN (1928) von Gattung zu Gattung variieren.

2. Histologische Befunde

A. Eiklarspeicherung

Die Aufnahme von Deutolecith dauert bei den Pulmonaten im Gegensatz zu den Prosobranchiern, wo oft besondere Fresstadien ausgebildet werden, während der ganzen Embryonalzeit mehr oder weniger gleichmässig an. Die Limaciden durchlaufen nach WEISS kurz vor dem Schlüpfen eine Phase besonders starker Eiklaraufnahme.

Das Eiklar wird in die Zellen und Lumina der schon bestehenden Mitteldarmdrüsenepithelien und der Eiklarsäcke aufgenommen. Der Magen ist meistens ebenfalls an der Eiklarspeicherung beteiligt.

Nach dem Ort der Speicherung des Eiklars sind im Schlüpfstadium zwei Möglichkeiten zu unterscheiden: a. Speicherung hauptsächlich im Eiklarsack und b. Speicherung hauptsächlich in den Mitteldarmdrüsenepithelien. Das Eiklar kann intrazellulär in die Zellen des Eiklarsackes und der Mitteldarmdrüsenepithelien eingelagert werden und extrazellulär in deren Lumina.

a. Speicherung im Eiklarsack

In diese Gruppe gehören die Basommatophora, die Heliciden und *Succinea*. Der Eiklarsack bildet im Schlüpfstadium den grössten Teil der prospektiven Mitteldarmdrüse, ausser bei *Physa*, wo der Eiklarabbau schon weiter fortgeschritten ist. In den schon bestehenden Mitteldarmdrüsenepithelien sind wenige oder gar keine Eiklarzellen vorhanden. Bei den Basommatophora erfolgt die Eiklarspeicherung hauptsächlich intrazellulär. Das kleine Lumen des Eiklarsackes, welches von Mitteldarmdrüsenepithel überdeckt ist, enthält nur wenig Eiklar.

Bei den Stylommatophora *Arianta*, *Helix* und *Succinea*, welche entsprechend ihrem grossen Eidurchmesser (vgl. Tab. II) eine viel grössere Menge Eiklar aufgenommen haben, wird das Eiklar einerseits in die Zellen, anderseits vor allem aber in das riesige Lumen des Eiklarsackes aufgenommen. Das kleine Lumen des Mitteldarmdrüsendifertikels II ist nur wenig an der Eiklarspeicherung beteiligt.

b. Speicherung in den Mitteldarmdrüsendifertikeln

Bei denjenigen Arten, welche sich in diese Gruppe einreihen lassen, ist der Eiklarsack im Schlüpfstadium zwar ebenfalls noch vorhanden, die bereits bestehenden Drüsenepithelien bilden jedoch den grösseren Teil der Mitteldarmdrüse. In ihnen sind viele Eiklarzellen ausgebildet. *Arion* und *Achatina* speichern das Eiklar hauptsächlich intrazellulär: Das Epithel beider Mitteldarmdrüsendifertikel ist follikulär gegliedert und enthält viele Eiklarzellen; es umschliesst nur ein

kleines Lumen. Bei *Deroceras* dagegen ist das Eiklar vor allem in die Lumina der Mitteldarmdrüsendivertikel aufgenommen worden: In beiden Divertikeln stellt das Mitteldarmdrüsenepithel einen ungegliederten Sack dar, dessen Lumen mit Eiklar angefüllt ist. Die Zahl der Eiklarzellen ist hier wesentlich kleiner als bei *Arion* und *Achatina*. Der Magen ist ebenfalls an der Eiklarspeicherung beteiligt und darum relativ gross (vgl. WEISS).

B. Zur Histogenese der Mitteldarmdrüse

Nach CUMIN entsteht bei *Limnaea* das definitive Mitteldarmdrüsenepithel einerseits durch Auswachsen aus Magendivertikeln und anderseits aus den sich in SR-Zellen umwandelnden Zellen der Eiklarsäcke. Die Eiklarzellen, welche an die aus Magendivertikeln entstandenen Mitteldarmdrüsenepithelien anstossen, teilen sich am 8. Embryonaltag amitotisch und verkleinern sich. Der Differenzierungsprozess dieser Zellen zu SR-Zellen ist am 8. Postembryonaltag abgeschlossen. Die aus Magendivertikeln entstandenen Drüsenepithelien bilden keine Eiklarzellen aus; sie entwickeln direkt die adulten Strukturen.

Im Schlüpfstadium sind in ihnen die drei Zellsorten der adulten Drüse bereits erkennbar. Die Zellen der Eiklarsäcke hingegen sind im Schlüpfmoment erst wenig verkleinert, sie sind noch nicht zu SR-Zellen umgewandelt. Darum beobachtet man keinen kontinuierlichen Übergang Eiklarsack-Mitteldarmdrüsenepithel. Ähnliche Verhältnisse zeigen die Schlüpfstadien von *Planorbis* und *Physa*. Ihre Mitteldarmdrüsenentwicklung ist wohl mit derjenigen von *Limnaea* vergleichbar.

Bei den Stylommatophora entsteht der Mitteldarmdrüsenabschnitt II lediglich aus einem Magendivertikel, während der Abschnitt I aus dem Eiklarsack und einem daran anschliessenden Magendivertikel gebildet wird (vgl. WEISS, 1968). Bei *Deroceras* verläuft der Übergang Eiklarsack-Mitteldarmdrüsenepithel kontinuierlich, weil einerseits das Drüsenepithel Eiklarzellen ausgebildet hat und anderseits die Zellen des Eiklarorgans bereits stark verkleinert sind. Im Schlüpfstadium sind in den Drüsenepithelien die von WEISS beschriebenen Umwandlungsstadien der Eiklarzellen zu SR-Zellen zu beobachten und auch in den proximalen Zellen des Eiklarsackes hat die Umstrukturierung begonnen.

Bei den Heliciden enthalten die Drüsenepithelien beider Mitteldarmdrüsendivertikel im Schlüpfstadium wenig Eiklarzellen. In der Randzone gegen das Mitteldarmdrüsenepithel sind im Eiklarsack Zellen in verschiedenen Umwandlungsstadien zu SR-Zellen zu beobachten, ähnlich wie bei *Deroceras*. Das deutet darauf hin, dass auch bei den Heliciden der Eiklarsack zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse umgebildet wird. Während Weiss auch für *Arion* zeigt, dass der Eiklarsack zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse umgebildet wird, ist der Abbau der Eiklarzellen in den Mitteldarmdrüsenepithelien noch nicht restlos

geklärt: Im Schlüpfstadium sind junge SR-Zellen neben grösseren Eiklarzellen zu beobachten. Eiklarzellen im Umwandlungsstadium 1.) fehlen. Die Eiklarzellen im Mitteldarmdrüsenepithel von *Achatina* zeigen ähnliche Umwandlungsstadien wie diejenigen von *Deroceras*. In den Zellen des Eiklarsackes sind kleine Randvakuolen zu beobachten, was ebenfalls auf eine Umstrukturierung zu SR-Zellen hindeutet.

Nach GHOSE (1962) entstehen bei ersterer Art die beiden Mitteldarmdrüsenabschnitte aus Magendivertikeln. Er beschreibt weiter eine larvale Mitteldarmdrüse (larval digestive gland), welche neben dem Magen aus dem Urdarm entstehen soll. Sie nimmt nach GHOSE Eiklar auf, verdaut es und degeneriert vor dem Schlüpfen. Schnittserien an einem ca. 11-tägigen Embryo zeigen, dass die „larvale Mitteldarmdrüse“ mit dem grösseren Mitteldarmdrüsendifertikel I zusammenhängt. Wir vermuten darum, dass die „larval digestive gland“ von GHOSE mit dem Eiklarsack identisch ist, dessen Rest wir im Schlüpfstadium vorfinden, und der durch das Wachstum des Tieres ins Schaleninnere verlagert worden ist. Es ist also anzunehmen, dass die Mitteldarmdrüsenentwicklung von *Achatina* ähnlich wie diejenige von *Deroceras* verläuft und damit die Behauptung von GHOSE, nach welcher *Achatina* einen einzigartigen Sonderfall darstellen würde, unrichtig ist. Die Mitteldarmdrüse von *Succinea* im Schlüpfstadium ist von denjenigen der beschriebenen Stylommatophora stark verschieden. Der Eiklarsack, welcher in die cephal Region des Tieres vorgeschoben und gegen das bereits bestehende Drüsenepithel des Divertikels I fast ganz abgeschlossen ist, besteht aus grossen Eiklarzellen. Nur in der caudalen Region, wo das Mitteldarmdrüsenepithel an den Eiklarsack grenzt, sind kleinere Eiklarzellen zu beobachten, welche auf eine Umwandlung zu SR-Zellen hindeuten. Das Drüsenepithel beider Divertikel ist dafür nahezu adult ausdifferenziert.

Die vorliegenden Ergebnisse unterstützen die Vermutung von CUMIN, dass es sich beim Eiklarsack von Stylo- und Basommatophora um homologe Bildungen handle. Eine genaue Untersuchung der Mitteldarmdrüsengenese ist mindestens bei *Achatina* und *Succinea* noch erforderlich.

D. ÜBER DEN EINFLUSS DES EIKLARS AUF DIE ENTWICKLUNG

In verschiedenen vornehmlich den Prosobranchiern gewidmeten Arbeiten weisen FIORONI (1965 ff) und PORTMANN (1925 ff) auf den Einfluss hin, welcher der Reichtum an embryonalem Nährstoff auf die Entwicklung der Organe bei Gastropoden haben kann. Besonders die Entwicklung derjenigen Organe, welche als Nährstoffreservoir dienen, wird verzögert, aber auch die dem Nährsack benachbarten Organe können geweblich verspätet ausdifferenziert werden. Bei den vorliegenden Pulmonaten-Arten ist der cephal Abschnitt der Tiere im

Schlüpfstadium gut entwickelt, während der caudale Teil embryonale Züge aufweist:

Tentakel und Mundapparat sind meistens wie beim Adulttier ausgebildet. Die Ganglien zeigen starke positive Allometrie. Die caudal liegende Mitteldarmdrüse und die Gonaden sind noch nicht fertig ausdifferenziert. Die in der Entwicklung deutliche Bevorzugung des cephalen Pols lässt sich wohl durch die Anforderungen erklären, welche an das Schlüpfstadium gestellt sind (vgl. FIORONI und PORTMANN, 1968):

- Zum Schlüpfen öffnet die Schnecke die Eihülle selbständig mit Hilfe der Radula.
- Nach dem Schlüpfen wird die Atemhöhle mit Luft gefüllt, wobei die Basommatophora zur Wasseroberfläche steigen müssen.
- Die Stylommatophora suchen nach dem Schlüpfen feuchte Standorte auf.
- Die Jungtiere müssen nach Nahrung suchen.

Diese Aktivitäten erfordern grössere nervöse Leistungen und erklären wohl auch die positive Allometrie des Nervensystems.

Bei allen untersuchten Arten ausser bei *Succinea* ist die Hauptmasse des unverarbeiteten Eiklars im caudalen Teil des Jungtieres gelagert. Die Ausbildung des definitiven Mitteldarmdrüsenepithels wird dadurch verzögert. Bei *Physa* ist ein grosser Teil des Eiklars im Schlüpfmoment schon verarbeitet. Dementsprechend ist das schon bestehende Mitteldarmdrüsenepithel in der Ausdifferenzierung weit fortgeschritten. Andere Verhältnisse liegen bei *Succinea* vor: Der Eiklarsack ist in die mittlere und cephale Region der Jungschnecke verlagert. Das schon bestehende Mitteldarmdrüsenepithel in der caudalen Region ist an der Eiklarspeicherung wenig beteiligt und zeigt nahezu adulten Bau. Durch die Verlagerung des Eiklarsackes nach cephal wird sein hemmender Einfluss auf das Mitteldarmdrüsenepithel eingeschränkt.

Eine ähnliche Situation ist bei den Prosobranchiern *Cochlostoma* und *Ampullarius* zu beobachten (vgl. FIORONI, 1970). Beim Prosobranchier *Pomatias* wird das Eiklar nach CREEK (1951) sogar in vom Darmtrakt unabhängige Kopfblasenzellen eingelagert. *Pomatias* stellt somit einen Sonderfall dar, was allerdings neu überprüft werden sollte, da CREEK nicht beschreibt, wie das eingelagerte Eiklar verarbeitet wird. Bei *Succinea* hat die Verlagerung des Eiklarsackes nach cephal möglicherweise einen retardierenden Einfluss auf die Ausbildung der Tentakel, welche im Schlüpfmoment, im Gegensatz zu denjenigen der andern untersuchten Pulmonaten, noch nicht fertig ausgebildet sind (vgl. p. 381).

Die Prosobranchiereier enthalten wesentlich mehr Dotter als die Pulmonateneier. Auch bei Formen mit Nöhreier- oder Eiklaraufnahme wie z.B. *Buccinum*

oder *Fusus* sind im Ei grössere Dottermengen vorhanden, welche während der Embryonaleperiode in den Dottermacromeren gespeichert werden. Oft werden diese erst nach dem Schlüpfen abgebaut. Der Darmtrakt zeigt bei den Prosobranchiern darum meist einen stärkeren larvalen Charakter als bei den Pulmonaten, wo der spärlich vorhandene Dotter schon in frühen embryonalen Perioden abgebaut wird.

Nach FIORONI (1971) kann bei allen Mollusken ein Zusammenhang zwischen der Menge embryonalen Nährstoffes und der Grösse des Schlüpfstadiums gefunden werden: Je grösser der Nahrungsvorrat ist, desto grösser wird auch das Schlüpfstadium. Bei schalentragenden Gastropoden kann diese Beziehung an einem Vergleich der Schalenlängen im Schlüpfstadium mit dem Totalei-Durchmesser gezeigt werden. Wie Tab. II zeigt, sind auch bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Pulmonaten Totalei-Durchmesser und Schalenlänge im Schlüpfmoment zueinander direkt proportional. Grösserer Eiklarreichtum hat also ein grösseres Schlüpfstadium zur Folge.

Im Schlüpfmoment zeigen diejenigen Pulmonaten mit starker Eiklaraufnahme gegenüber denjenigen, welche weniger Eiklar zur Verfügung haben, in der Ausbildung der innern Organe wenig Unterschiede:

- *Physa*, welche unter den vorliegenden Pulmonaten das kleinste Totalei besitzt, und somit am wenigsten Eiklar aufgenommen hat, zeigt eine etwas weiter entwickelte Mitteldarmregion als die übrigen Arten. Der Eiklarsack ist im Schlüpfstadium relativ klein und im Mitteldarmdrüsenepithel findet man bereits gut ausdifferenzierte Zellen.
- Die Basommatophora speichern das Eiklar in ähnlicher Weise wie die Stylommatophora *Arianta* und *Helix* (vgl. p. 391, 392). Sie weisen jedoch ein kleineres Totalei auf und vermögen praktisch sämtliches Eiklar in den Zellen des Eiklarsackes einzulagern. Bei den Heliciden, deren Reichtum an Deutolecith wesentlich grösser ist, genügt die intrazelluläre Speicherung nicht, ihr Eiklarsack enthält ein grosses, mit Eiklar gefülltes Lumen.

Die übrigen Unterschiede, welche in der Ausbildung der Mitteldarmdrüsen zu beobachten sind, können nicht mit dem verschieden grossen Eiklarreichtum der Eier erklärt werden:

Bei *Succinea* ist die praktisch definitive Ausbildung der schon bestehenden Mitteldarmdrüsenepithelien auf die Verlagerung des Eiklarsackes nach cephal zurückzuführen (vgl. p. 394).

Die Eier von *Helix* und *Achatina* weisen vergleichbare Mengen Eiklar auf; im Schlüpfstadium findet man jedoch ganz unterschiedliche Mitteldarmdrüsenformen vor (vgl. p. 391, 392). *Arianta* dagegen, deren Totalei etwa halb so gross wie dasjenige von *Helix* ist, zeigt ähnliche Verhältnisse wie diese. WEISS hat für

die Arioniden und Limaciden dargelegt, dass die Eiklarspeicherung innerhalb der Familien einheitlich verläuft, dass aber zwischen den Familien diesbezüglich prinzipielle Unterschiede bestehen. Das dürfte auch für die Heliciden und die Achatiniden gelten. Möglicherweise besteht zwischen der Form der Schale und dem Ort der Eiklarspeicherung mindestens bei schalentragenden Stylommatophoren ein Zusammenhang: Die Schalen von *Arianta* und *Helix* weisen im Schlüpfstadium $1\frac{1}{2}$ Windungen auf, während diejenige von *Achatina* bereits $2\frac{3}{4}$ Umgänge zählt. Die Entwicklungszeit und die Schalenlänge im Schlüpfmoment von *Achatina* sind jedoch mit den für *Helix* gefundenen Werten vergleichbar. Das Eiklarorgan ist bei *Achatina* in den frühen Embryonalperioden als länglicher Sack ausgebildet und ragt cephal noch während längerer Zeit aus der Schale hervor (vgl. GHOSE, 1962). Dagegen ist der Eiklarsack bei *Helix* nach FOL (1880) kugelig ausgebildet. Die Verlagerung des Eiklarorgans nach aussen erlaubt bei *Achatina* möglicherweise die ungehemmte Entwicklung der Schale und des prospektiven Mitteldarmdrüsenepithels.

Dieses wird hier im Gegensatz zu *Succinea* zur Eiklarspeicherung herangezogen und weist darum noch nicht adulte Strukturen auf.

Auch bei *Succinea* ist die Form der Schale mit der Lage des Eiklarorgans verbunden: Die Schale weist im Schlüpfmoment erst $\frac{3}{4}$ Windungen auf und ist gegen cephal stark erweitert.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Topographie und Histologie der Schlüpfstadien von neun Pulmonaten-Arten werden detailliert beschrieben.
2. Es wird gezeigt, dass bei allen untersuchten Arten das Schlüpfstadium nur äusserlich adultähnlich ist, während die Organe noch viele embryonale Merkmale aufweisen: Der Ganglienkomplex zeigt die für viele Avertebraten typische positive Allometrie. Die Entwicklung der Mitteldarmdrüse ist noch nicht beendet. Urnierenreste und Nuchalzellen sind bei den meisten Arten noch nicht endgültig abgebaut. Das Dach der Atemhöhle weist erst Blutlakunen auf. Die Gonaden sind erst wenig weit entwickelt.
3. Die Variabilität im Schlüpfstadium ist innerhalb der Art gering.
4. Nuchalzellen, welche innerhalb der Pulmonaten ausser bei den Basommatophora bisher nur für *Achatina* beschrieben worden sind, kommen im Schlüpfstadium, ausser bei *Arion*, bei allen untersuchten Stylommatophora vor.
5. Die Eiklarspeicherung wird bei den verschiedenen Pulmonaten-Arten unterschiedlich gelöst: Bei den Basommatophora wird praktisch sämtliches Eiklar in die Zellen der Eiklarsäcke eingelagert. Bei *Helix*, *Arianta* und *Succinea* wird der Hauptteil des Eiklars im grossen Lumen des Eiklarorgans gespeichert.

Arion, *Achatina* und *Deroceras* nehmen den Deutolecith hauptsächlich in die schon bestehenden Mitteldarmdrüsenepithelien auf. Während er bei den ersteren vor allem intrazellulär eingelagert wird, speichert *Deroceras* das Eiklar in den Lumina der Mitteldarmdrüsendifertikel.

6. Der Eiklarsack dürfte bei allen Pulmonaten in einen Teil der definitiven Mitteldarmdrüse umgewandelt werden.
7. Der Reichtum an Eiklar verzögert die gewebliche Ausdifferenzierung der Mitteldarmdrüse. Bei *Succinea* wird die hemmende Wirkung eingeschränkt, da der Eiklarsack in die cephal Region verlagert ist.

RÉSUMÉ

1. Le présent travail décrit en détail la topographie et l'histologie de neuf espèces de gastéropodes pulmonés au moment de l'éclosion.
2. A l'éclosion, l'animal ne ressemble qu'extérieurement à l'adulte, alors que les organes intérieurs portent encore beaucoup de traits embryonnaires: les ganglions sont relativement très grands comparés à ceux des adultes, ce qui est typique pour beaucoup d'invertébrés. Le développement de la glande digestive n'est pas encore terminé. Le pronéphros et les cellules nucales n'ont pas encore disparu définitivement. L'appareil reproducteur est peu développé.
3. La variabilité du développement des organes dans les divers espèces de Pulmonés est faible au moment de l'éclosion.
4. Les cellules nucales ont été décrites chez les Pulmonés exclusivement pour les Basommatophores et *Achatina*. Elles existent toutefois au moment de l'éclosion chez tous les Stylommatophores étudiés dans ce travail, à l'exception d'*Arion*.
5. Les aliments extra-embryonnaires résorbés sont accumulés, chez les divers Pulmonés, dans différentes parties. Chez les Basommatophores, presque toute la substance alimentaire se trouve à l'éclosion dans les grandes cellules du sac nourricier. Chez les Stylommatophores *Helix*, *Arianta* et *Succinea* la plus grande portion est incluse dans la large cavité du sac nourricier. Chez *Arion*, *Achatina* et *Deroceras* les aliments extra-embryonnaires sont accumulés dans la partie de la glande digestive déjà formée. Chez *Arion* et *Achatina* la substance alimentaire se trouve dans les cellules, tandis que chez *Deroceras* elle est accumulée dans la cavité de la glande digestive.
6. Vraisemblablement le sac nourricier se transforme chez tous les Pulmonés en une partie de la glande digestive.
7. La grande richesse des aliments extra-embryonnaire retarde le développement histologique de la glande digestive. Chez *Succinea*, l'effet répressif est réduit, parce que le sac nourricier est placé dans la région céphalique de l'animal.

SUMMARY

1. In this work the topography and the histology of the hatching stage of nine species of Pulmonates are described in detail.
2. The hatching snails only resemble the adults externally. The inner organs still show many embryonic structures: the ganglia are relatively large compared with the proportions of the adults. This is typical for many invertebrates. The development of the digestive gland is not yet finished. The pronephros and the nuchal cells are not completely removed. The genital system is only a little developed.
3. At hatching, the development of the organs within every species does not vary much.
4. In works concerning pulmonate snails, the nuchal cells are only known in the Basommatophora and *Achatina*. However, they exist in the hatching stage of all Stylommatophora examined in this work, with the exception of *Arion*.
5. The ingested extraembryonic nutriment is stored differently in the various species of pulmonate snails: with the Basommatophora practically all nutriment is resorbed by the cells of the nutritive sac. With the Stylommatophora *Helix*, *Arianta* and *Succinea* we mostly find it in the large lumen of the nutritive sac. *Arion*, *Achatina* and *Deroceras* store the main portion of nutriment in the already existing epithelia of the digestive glands. With *Arion* and *Achatina* the nutriment is kept principally intracellular, whereas with *Deroceras* they are accumulated mainly extracellular.
6. The nutritive sac is transferred in one part of the adult digestive gland most probably with all species of Pulmonates.
7. The large amount in extraembryonic nutriment retards the development of the definitive structure of the digestive gland. With *Succinea*, where the nutritive sac lies in the cephal part, the restraining effect is limited.

LITERATURVERZEICHNIS

- BENEDEN, P. J. VAN und A. WINDISCHMANN. 1841. Recherches sur l'embryogénie des Limaces. *Arch. Anat. Physiol.* 176-195.
- BLOCH, S. 1938. Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süßwasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse. *Revue suisse Zool.* 45: 157-220.
- BOBRETZKY, M. 1877. Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. *Arch. mikrosk. Anat.* 13: 95-169.

- BROCK, J. 1886. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. *Z. wiss. Zool.* 44: 333-395.
- CARRICK, R. 1939. The life-history and development of *Agriolimax agrestis* L. *Trans. R. Soc. Edinb.* 59: 563-597.
- CREEK, G. A. 1951. The reproductive system and embryology of the snail *Pomatias elegans* (Müller). *Proc. zool. Soc. Lond.* 121: 599-640.
- CUMIN, R. 1972. Normentafel zur Organogenese von *Limnaea stagnalis* L. mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse. *Revue suisse Zool.* 79: 709-774.
- DAWYDOFF, C. 1928. Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. *Masson, Paris.*
- EISIG, H. 1869. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von *Lymnaeus*. *Z. wiss. Zool.* 19: 297-321.
- FIORONI, P. 1965. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen Nassa-Arten. *Revue suisse Zool.* 72: 543-568.
- FIORONI, P. 1965a. Zur embryonalen Entwicklung von *Philbertia* (Gastropoda, Prosobr., Conidae). *Verh. naturf. Ges. Basel* 76: 207-219.
- FIORONI, P. 1966. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda). *Revue suisse Zool.* 73: 621-876.
- FIORONI, P. 1967. Quelques aspects de l'embryogenèse des Prosobranches (Mollusca, Gastropoda). *Vie Milieu* 18 (A): 153-174.
- FIORONI, P. 1967a. Molluskenembryologie und allgemeine Entwicklungsgeschichte. *Verh. naturf. Ges. Basel* 78: 283-307.
- FIORONI, P. 1970. Umwegige Entwicklung. *Naturw. Rdsch.* 23: 352-360.
- FIORONI, P. 1971. Die Entwicklungstypen der Mollusken, eine vergleichend-embryologische Studie. *Z. wiss. Zool.* 182: 263-394.
- FIORONI, P. und A. PORTMANN. 1968. Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von *Fusus* (Gastropoda, Prosobr.). *Revue suisse Zool.* 75: 833-882.
- FOL, H. 1880. Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. *Arch. Zool. exp. gén.* 8: 103-222.
- FRASER, A. L. 1946. The embryology of the reproductive system of *Limnaea stagnalis* *apressa* Say. *Trans. Am. microsc. Soc.* 65: 279-298.
- GEGENBAUR, C. 1851. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. *Z. wiss. Zool.* 3: 371-415.
- GEYER, D. 1927. Unsere Land- und Süßwassermollusken. 3. Aufl. *Stuttgart.*
- GHOSE, K. C. 1962. Origin and development of the digestive system of the giant land snail *Achatina fulica* Bowdich. *Proc. R. Soc. Edinb.* 68: 186-207.
- GHOSE, K. C. 1963. Embryogenesis and larval organs of the giant land snail *Achatina fulica* Bowdich. *Proc. R. Soc. Edinb.* 69: 237-260.
- GHOSE, K. C. 1963a. Morphogenesis of the pericardium and heart, kidney and ureter, and gonad and gonoduct in the giant land snail *Achatina fulica* Bowdich. *Proc. zool. Soc. Beng.* 16: 201-214.
- HYMAN, H. 1967. The Invertebrates, Mollusca I. B. VI, *New York.*
- JOURDAIN, M. S. 1884. Sur le développement du tube digestif des Limaciens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 98: 1553-1556.
- KLOTZ, J. 1889. Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von *Lymnaea*. *Jena. Z. Naturw.* 23: 1-40.

- KORSCHULT, E. und K. HEIDER. 1936. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. 2. Bd. Jena.
- KÜNKEL, K. 1908. Vermehrung und Lebensdauer der Nacktschnecken. Vortrag. Engelmann, Leipzig.
- KÜNKEL, K. 1916. Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg.
- LARAMBERQUE, M. de. 1957. Quelques aspects de la métamorphose chez les Gastéropodes. *Act. Soc. linn. Bordeaux* 97: 1-11.
- MEISENHEIMER, J. 1898. Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. II. Teil. *Z. wiss. Zool.* 63: 573-664.
- MEISENHEIMER, J. 1907. Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von *Helix pomatia*. *Zool. Jb.* 25: 461-502.
- MEISENHEIMER, J. 1912. Die Weinbergschnecke. Leipzig.
- MEURON, P. de. 1884. Sur les organes rénaux des embryons d'*Helix*. *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci. Paris* 98: 693-695.
- NEKRASSOW, A. D. 1928. Vergleichende Morphologie der Laiche von Süßwassergastropoden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 13: 1-35.
- PABST, H. 1914. Entwicklung des Genitalapparates von *Arion empiricorum* Fér. *Zool. Jb. Abt. Anat.* 38: 465-508.
- PIERROT, J. L. 1938. La confection du nid et la ponte chez *Helix pomatia*. *Revue suisse Zool.* 45: 221-235.
- PORTMANN, A. 1925. Der Einfluss der Nöhreier auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 3: 526-541.
- PORTMANN, A. 1932. Die Larvenmerkmale des Darmkanals von *Fusus*. *Verh. schweizer naturf. Ges.* 113: 387-389.
- PORTMANN, A. 1955. La métamorphose « abritée » de *Fusus* (Gastropoda, Prosobranchia). *Revue suisse Zool.* 62, Suppl.: 236-252.
- PORTMANN, A. und E. SANDMEIER. 1965. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nöhreiern bei *Buccinum*, *Murex* und *Nucella* (Gastr., Prosobranchia). *Revue suisse Zool.* 72: 187-204.
- RABL, C. 1875. Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. *Jena Z. Naturw.* 9: 195-240.
- RABL, C. 1879. Über die Entwicklung der Tellerschnecke. *Morph. Jb.* 5: 562-660.
- RAVEN, Ch. P. 1966. Morphogenesis: The analysis of molluscan development. 2nd ed., Oxford.
- RÉGONDEAU, J. 1964. Origine embryonnaire de la cavité pulmonaire de *Limnaea stagnalis* L. Considérations particulières sur la morphogenèse de la commissure viscérale. *Bull. biol. Fr. Belg.* 98: 433-471.
- SCHMIDT, F. 1894. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophora. *Zool. Jb., Abt. Anat.* 8: 318-341.
- SCHMIDT, O. 1851. Über die Entwicklung von *Limax agrestis*. *Arch. Anat. Physiol.* 278-290.
- SCHÖTTLI, G. 1970. Analytische Untersuchungen über den Stoffwechsel von Metallionen an *Arion rufus* (Gastropoda, Pulmonata). *Diss. Basel*.
- SIMROTH, H. und H. HOFFMANN. 1928. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 3. Bd. Mollusca. Leipzig.
- SUMNER, A. T. 1965. The cytology and histochemistry of the digestive gland cells of *Helix*. *Q. Jl. microsc. Sci.* 106: 173-192.
- SUMNER, A. T. 1966. The fine structure of digestive-gland cells of *Helix*, *Succinea* and *Testacella*. *Jl. R. microsc. Soc.* 85: 181-192.

- THIELE, G. 1953. Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau und die Funktion der Mitteldarmdrüse einheimischer Gastropoden. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 38: 87-138.
- WEISS, M. 1968. Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Mitteldarmes bei Limaciden und Arioniden (Gastropoda, Pulmonata). *Revue suisse Zool.* 75: 157-226.
- WIERZEJSKI, A. 1905. Embryologie von *Physa fontinalis* L. *Z. wiss. Zool.*, 83, 502-706.

Adresse de l'auteur :

Zoologisches Institut
der Universität
Hüfferstr. 1
D-44 Münster/Westfalen
Deutschland.

VERZEICHNIS DER ABKRÜZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN

AH	Atemhöhle	PA	Penisanlage
AL	Atemloch	PaG	Parietalganglion
An	Anus	Pc	Podocyste
At	Atrium	PG	Pedalganglion
Au	Auge	PlG	Pleuralganglion
BG	Buccalganglion	R	Radula
BuM	Buccalmasse	Rhp	Renopericardialis
CG	Cerebralganglion	RT	Radulatasche
Ed	Enddarm	RVak	Randvakuole
EKS	Eiklarsack	S	Schale
EKVak	Eiklarvakuole	Sch	Schild
EKZ	Eiklarzelle	SO	Spermoviduktanlage
F	Fuss	Spdr	Speicheldrüse
Fdr	Fussdrüse	SpdrA	Ausführgänge der Speicheldrüse
H	Herz	SS	Schalensack
K	Kern	Stc	Statocyste
Ki	Kiefer	TG	Tentakelganglion
Kr	Kropf	UNR	Urnierenrest
Ma	Magen	UNZ	Urnierenzelle
MddrE	Mitteldarmdrüsenepithel	Ur	Ureter
Mddr I	Mitteldarmdrüsendifertikel I	UZ	undifferenzierte Zelle
Mddr II	Mitteldarmdrüsendifertikel II	Vak	Vakuole
N	Niere	Ve	Ventrikel
NOe	Nierenöffnung	VG	Visceralganglion
Nuk	Nukleolus	VOe I	Verbindungsöffnung Magen-Mitteldarmdrüsendifertikel I
NuZe	Nuchalzelle	VOe II	Verbindungsöffnung Magen-Mitteldarmdrüsendifertikel II
OA	Oviduktanlage	Z	Zwitterdrüse
Oe	Oesophag		
Os	Osphradium		

Contribution à la connaissance de la faunule de Ceylan (*Coleoptera-Histeridæ*)

par

Jean THEROND

(*Deuxième note*).

J'ai déjà donné (Ent. scand., suppl. 1, 1971, pp. 251-256) la liste des 32 espèces d'Histeridae rapportés de Ceylan par la mission scientifique suédoise de MM. P. Brinck, H. Andersson et L. Cederholm. Ma note venait à peine de paraître quand j'ai reçu en communication les Histeridae récoltés par MM. Cl. Besuchet et I. Löbl à la suite des recherches entomologiques qu'ils ont faites à Ceylan, au cours du premier trimestre de 1970, pour le compte du Muséum de Genève. Du fait qu'ils ont pratiqué spécialement des tamisages de feuilles mortes et d'humus en forêt, je ne pouvais que m'attendre à compléter la liste donnée en premier lieu.

Voici donc la liste des espèces rapportées pour le Muséum de Genève:

1. — *Epiechinus taprobanae* Lew.

(*Epiechinus taprobanae*, G. Lewis, Ann. Mag. nat. Hist. (6), 10, 1892, p. 355, type: Ceylan).

Répartition géographique: décrit de Ceylan. La Père A. DE COOMAN l'a trouvé abondamment dans le Vietnam du Nord.

Ceylan: North Western Prov.: Rajakadaluwa; — Prov. of Uva: Inginiyagala. 18 exemplaires obtenus par le tamisage des écorces et du bois pourri de cocotiers abattus et sous les écorces des arbres morts sur pied.

2. — *Acritus* sp. nov.?

Insecte glabre, à sternum non tuberculé, à pronotum sans ligne antéscutellaire. Ovale, noir. Il s'agit très probablement d'une espèce inédite.

Ceylan: Central Prov.: Paradenigra, 550 m d'alt., un exemplaire unique obtenu, le 13 janvier 1970, par tamisage dans la forêt.

3. — *Acritus* sp. nov.?

Elliptique, brun rouge, très petit, sans ligne antéscutellaire au pronotum. Je n'ose pas décrire ces deux *Acritus*, que je crois nouveaux, et leur donner un nom, sur la vue d'un seul exemplaire.

Ceylan: North Western Prov.: Rajakadalawa, un individu unique, obtenu le 31 janvier par tamisage dans la forêt.

4. — *Bacanius ambiguus* Schm.

(*Bacanius ambiguus*, Joh. Schmidt, Bull. Soc. ent. Fr., 1893, p. CI; Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova, 14, 1894, p. 545).

Répartition: Iles Seychelles, Malaisie, Ile Engano, Ceylan.

Ceylan: Central Prov.: Kandy, env. 600 m, forêt près du « Chalet Guest-house » et Udawattekele Sanctuary, tamisage en forêt vierge, 5 ex.; Paradenya, 350 m, tamisage dans la forêt près de la station agricole expérimentale, 23 ex.; Mululla, tamisage en forêt, 1 ex.; — North Western Prov.: Rajakasaluwa, sous les écorces des cocotiers abattus et tamisage de bois pourri et d'écorces de cocotiers à terre 26 ex.; — Prov. of Uva: Inginiyagala, tamisage en forêt, 1 ex.

5. — *Bacanius (Mullerister) inopinatus* Schm.

(*Bacanius inopinatus*, Joh. Schmidt, Bull. Soc. ent. Fr., 1893, p. CII).

Répartition: Iles Seychelles, Madagascar, Ile de la Réunion, Ile Maurice.

Ceylan: Central Prov.: Pidurutalagala, env. 2200 m, tamisage en forêt sur le versant sud-ouest de la montagne, 1 ex.; — North Western Prov.: Rajakadaluwa, tamisage d'écorces et de bois pourri dans une plantation de cocotiers, 139 ex.; — Eastern Prov.: Kantalai, tamisage dans la forêt, 22 ex.

6. — *Bacanius (Mullerister) angulosus* Schm.

(*Bacanius angulosus*, Joh. Schmidt, Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova, 17, 1897, p. 300).

Répartition: décrit de Sumatra.

Ceylan: Central Prov.: Kandy, env. 500 m, Udawattekele Sanctuary, tamisage en forêt vierge, 1 ex.

7. — *Bacanius (Mullerister) cinghalanus*, nov. sp.

Ceylan: Central Prov.: Peradeniya, env. 550 m, tamisage dans la forêt, près de la station agricole expérimentale, 15 ex. le 19 janvier 1970.

En ovale arrondi, très convexe, d'un roux ferrugineux luisant; massue antennaire plus pâle. Front convexe, chagriné; épistome plan, couvert d'un pointillé peu serré.

Pronotum distinctement ponctué de points fins, entièrement rebordé mais très légèrement en avant. Très près de la base, devant le scutellum, se trouve la ligne transversale antéscutellaire, habituelle chez les *Mullerister*, mais elle est rectiligne et elle paraît, suivant le jour sous lequel on regarde, être formée de points allongés en courtes ridules verticales serrées dans une dépression basale en forme de rigole. L'espace préscutellaire, derrière cette ligne, est parfaitement lisse.

Elytres dilatés à hauteur des épaules, arqués sur les côtés, encore plus finement, plus superficiellement et plus éparsément pointillés que le pronotum; le pointillé est formé de petits points allongés, presque nuls dans le voisinage du scutellum et de la suture en avant. Pas de stries dorsales, mais une longue sub-humérale entière. Epipleures lisses et bistrées.

Pygidia chagrinés. A un fort grossissement on distingue un pointillé léger; pygidium rabattu en dessous.

Prosternum un peu plus long que large, finement ponctué; les stries presque parallèles; la mentionnière arrondie et rebordée. Mésosternum bisinué en avant, très transversal, lisse. Suture meso-métasternale visible sous la forme d'une fine ligne droite de couleur plus foncée. Métasternum lisse.

Tibias antérieurs élargis, très finement denticulés.

Long.: 2/3-4/5 mm.

Paraît proche parent de *B. inopinatus*. Il s'en distingue surtout par la forme de la ligne transversale antéscutellaire, qui n'est pas courbée devant le milieu de la base du pronotum, par l'absence de stries obliques à la base des élytres, par les mésosternum et métasternum lisses, etc.

8. — *Platylomalus ceylanicus* (Mots.)

(*Paromalus ceylanicus*, Motschulsky, Bull. Soc. Nat. Moscou, 1863, p. 456, type: Ceylan; — *Paromalus locellus*, *P. obliquus*, *P. commeatus*, G. Lewis, Ann. Mag. nat. Hist. (5), XV, 1885, p. 466; — *Paromalus pygodtriatius*, Desbordes, Ann. Soc. ent. Fr. 1918, p. 405; — *Platylomalus ceylanicus*, Cooman, Notes Ent. chin. 1948, p. 134).

Répartition: Ceylan, Inde, Ile Andaman, Ile Nicobar, Birmanie, Vietnam, Ile Hai Nan, Iles Philippines, Bornéo.

Ceylan: Central Prov.: Mahaweli Ganga, à 7 miles en aval de Kandy, sur le sable humide au bord du fleuve, 2 ex.

9. — *Hololepta elongata* Er.

(*Hololepta elongata*, Erichson, in: Klug. Jahrb. Insect., I, 1834, p. 92; Marseul, Monogr. Hister., 1853, p. 190; Cooman, Notes Ent. chin. 1939, p. 64).

Répartition: Inde, Birmanie, Laos, Vietnam, Ile Hai Nan, Iles Philippines, Ile Andaman, Malaysia, Indonésie.

Ceylan: Central Prov.: Mahaweli Ganga, à 7 miles en aval de Kandy, env. 450 m d'alt., sur le sable humide au bord du fleuve, 1 ex.

10. — *Tribalus horni* Lew.

(*Tribalus Horni*, G. Lewis, Ann. Mag. nat. Hist., (7), 7, 1901, p. 244, type: Ceylan; — Cooman, Revue fr. Ent. 2, 1936, p. 223).

Répartition: Ceylan, Inde.

Ceylan: Northern Prov.: Mullaittivu, tamisage dans la forêt à 4-5 miles au sud-ouest du village, 17 ex.

11. — *Tribalus (Eutribalus) columbius* Mars.

(*Tribalus columbius*, Marseul, Abeille, 1, 1864, p. 335, type: Ceylan).

Répartition: Ceylan, Inde, Ile Andaman, Vietnam.

Ceylan: North Central Prov.: Kantalai, sous les écorces et tamisage dans la forêt; — Northern Prov.: 2 miles au nord-est de Puliyan Kulan, sous les écorces; — Prov. of Uva: Inginiyagala, sous les écorces. Au total: 11 ex.

12. — *Apobletes tenellus* nov. sp.

Ceylan: Northern Prov.: 2 miles au nord-est de Puliyan Kulan, sous les écorces, 4 ex. le 6 février 1970.

D'assez grande taille, très aplati, brun roux, éclairci de roux largement sur les côtés du pronotum, étroitement à l'apex des élytres; les pygidia aussi sont roux; élytres portant les deux premières stries dorsales entières et la troisième interrompue.

Tête déprimée en avant, finement pointillée; strie frontale droite devant.

Pronotum plus large que long, très sensiblement ponctué sur les côtés, qui sont largement plus clairs que le disque, lisse au milieu; strie marginale très fine et entière; strie latérale forte, placée près du bord sur les côtés, interrompue en avant.

Elytres lisses; stries fines: la subhumérale externe basale, n'atteignant pas le milieu de l'élytre; subhumérale interne médiane, raccourcie en avant et en arrière; deux premières dorsales entières; troisième dorsale interrompue après le milieu, la partie postérieure plus courte que la partie basale; quatrième dorsale

apicale, très courte; les autres stries nulles. Quelques points fins sont disposés sur une étroite bande à l'extrême apex.

Propygidium et pygidium plus clairs que les élytres, le premier ponctué sur les côtés et en avant, avec une dépression de chaque côté; le pygidium porte des points assez grands, une foveole de chaque côté et un rebord latéral relevé, visible seulement dans la partie basale.

Prosternum large, lisse; mentonnière arrondie et très finement rebordée. Mésosternum avec une strie marginale entière, mais perceptible seulement sous un certain jour. Suture méso-metasternale paraissant comme une ligne noirâtre, presque rectiligne. Méta sternum lisse, portant une ligne longitudinale au milieu.

Tibias antérieurs tridentés, intermédiaires bidentés, postérieurs portant une petite épine au milieu du bord externe.

Long.: 5,5 mm.

Cette espèce pourrait être confondue avec *A. marginicollis* Lew. ou avec *A. schaumii* var. *tener* Mars. Du premier elle se distingue à première vue par sa taille plus grande et sa troisième strie dorsale interrompue; de *tener*, par la ponctuation latérale du pronotum plus forte et par la strie latérale placée plus près du bord, surtout, par la présence, sur les élytres, d'une strie subhumérale interne médiane, bien nette, entre la subhumérale externe et la première strie dorsale, aussi par son pygidium qui n'est pas rebordé dans sa partie postérieure.

13. — *Liopygus* nov. sp.?

Paraît très proche de *L. decemstriatus* (Mots.), mais il a, sur chaque élytre, cinq stries dorsales entières et une strie suturale apicale et bien marquée. Chez l'unique exemplaire que j'ai sous les yeux, la strie suturale à gauche égale presque la moitié de la longueur de l'élytre, à droite la dépasse en peu. Toutes ces stries sont très finement ponctuées. Les tibias antérieurs sont quadridentés, les intermédiaires garnis de 4 denticules, le premier très petit, portant une épine comme les deux suivants, le quatrième, apical, porte deux épines.

Ceylan: Central Prov.: Horton Plains, le 15 février, tamisale en forêt à 2.100 m d'alt. Un seul exemplaire.

14. — *Liopygus minutus* (Mots.)

(*Platysoma minutum*, Motschulsky, Bull. Soc. Nat. Moscou, 36, (2), 1863, p. 455, type: Ceylan; — *Apobletes foveipygus* Marseul, Abeille, 1, 1864, p. 291; — *Liopygus minutus* Bickhardt, Genera Insect., Wytzman, Hister., 1916, p. 138).

Répartition: Ceylan, Birmanie.

Ceylan: Central Prov.: Hakgala, tamisage dans la forêt vierge, au-dessus du jardin botanique, à 1800 m d'alt. 1 ex.

15. — *Liopygus subsuturalis* Desb.

(*Liopygus subsuturalis*, Desbordes, Ann. Soc. ent. France, 1913, p. 355).

Répartition: décrit du Vietnam. J'ai déjà signalé cette espèce à Ceylan (Ent. Scand. Suppl., 1, 1971; mission P. Brinck, H. Andersson et L. Cederholm, 1962) en disant qu'elle me paraissait bien voisine, sinon identique à *Liopygus famelicus* Lew., que je ne connaissais pas en nature. Depuis, j'ai pu examiner l'exemplaire type de *Liopygus famelicus*, Lewis. Evidemment, les deux espèces se ressemblent beaucoup quant à leur striation; *famelicus* a, dans les angles antérieurs du pronotum, une ponctuation plus forte et beaucoup mieux marquée, et, les quatrième et cinquième stries dorsales sont égales et un peu plus courtes que chez *L. subsuturalis*.

Ceylan: North Central Prov.: Alut Oya, tamisage en forêt d'un tas de branches pourries, 3 ex.; — Northern Prov.: 2 miles au nord-est de Puliyan Kulam, sous écorces et tamisage en forêt, 10 ex.

16. — *Eurylister elingue* (Lew.)

(*Platysoma elingue*, Lewis, Ann. Mag. nat. Hist., (5), 15, 1885, p. 461, type: Ceylan; et (6), 15, 1891, p. 385; — *Eurylister elingue* Bickhardt, Ent. Bl., 1919, p. 213).

Répartition: décrit de Ceylan.

Ceylan: Central Prov.: Kandy, env. 600 m d'alt., en forêt près du « Chalet Guesthouse » sur polypore d'un vieux tronc, un seul exemplaire.

17. — *Platysoma comatum* Lew.?

(*Platysoma comatum*, Lewis, Ann. Mag. nat. Hist., (8), 14, 1914, p. 284).

Répartition: Inde.

Ceylan: North Central Prov.: Alut Oya, sous des écorces, 1 ex.; — C'est avec doute que je donne ce nom à cet exemplaire; la description de Lewis lui convient assez bien, mais je ne connais pas *Pl. comatum* en nature.

18. — *Platysoma dohrni* Mars.

(*Platysoma Dohrni* Marseul, Abeille, 1, 1864, p. 306, types: Ceylan et Birmanie; — Desbordes, Ann. Soc. ent. Fr. 1919, p. 567 nota).

Répartition: Ceylan, Birmanie, Inde.

Ceylan: Central Prov.: Mululla, env. 750 m d'alt., tamisage en forêt, 1 ex.; — Northern Prov.: 2 miles au nord-est de Puliyan Kulam, sous des écorces, 1 ex.

19. — *Platysoma desinens* Walk.

(*Platysoma desinens*, Walker, Ann. Mag. nat. Hist., (3), 2, 1858, p. 207; type: Ceylan; — *Platysoma ceylanicum* Motschulsky, Bull. Soc. Nat. Moscou,

1863, p. 452, type: Ceylan; — *Platysoma Motschulsky*, Marseul, Abeille, 1, 1864, p. 299, type: Ceylan.

Répartition: décrit de Ceylan.

Ceylan: Eastern Prov.: Kantalai, sous les écorces, 1 ex.

20. — *Platylister borneolus* (Mars.)

(*Platysoma borneolus*, Marseul, Monogr. Hister., Suppl., 1861, p. 143; — *Platysoma (Platylister) borneolus*, Bickhardt, Gener. Insect., Hister., in: Wytsman, 1916, p. 143.

Répartition: Bornéo, Inde.

Ceylan: Central Prov.: Kandy, env. 600 m, sous des écorces, dans la forêt près du « Chalet Guesthouse », 4 ex., Mululla, sous des écorces, à env. 600 m d'alt., 1 ex.

21. — *Platylister odiosus* (Mars.)

(*Platysoma odiosum*, Marseul, Monogr. Hister., Suppl. 1861, p. 145, type: Ceylan; — *Platysoma Marseuli*, Candèze, Mém. Soc. r. Sci. Liège, 16, 1861, p. 336; — id., Marseul, Ann. Soc. ent. Belg. 13, 1870, p. 70; — *Platysoma (Platylister) odiosus*, Bickhardt, Gener. Insect. Histr., in: Wytsman, 1916, p. 144.

Répartition: décrit de Ceylan. L'espèce a été signalée aussi de l'Inde, de la Birmanie et de l'Indo-Chine. Tous les individus du Laos, du Tonkin et de la Cochinchine que l'on m'a communiqués comme des *odiosus* sont des *Platylister birmanus*, Marseul (Monogr. Hister., Suppl. 1861, p. 151).

Ceylan: Central Prov.: Mahawali Ganga, à 7 miles de Kandy, 450 m au bord du fleuve, sur le sable humide, 1 ex.

22. — *Santalus orientalis* (Payk.)

(*Hister orientalis*, Paykull, Monogr. Hister., 1811, p. 17; — id. Marseul Monogr. Hister., 1854, p. 195; — *Santalus orientalis* G. Lewis, Ann. Mag. nat. Hist. (7), 17, 1906, p. 341).

Répartition: Chine, Inde, Pakistan, Ceylan, Thaïlande, Vietnam.

Ceylan: sans indication précise de localité, 9 ex.

23. — *Pachylister ceylanus* (Mars.)

(*Hister ceylanus* Marseul, Monogr. Hister., Suppl. 1861, p. 509, type: Ceylan; — *Pachylister ceylanus*, G. Lewis, Ann. Mag. nat. Hist., (7), 14, 1904, p. 146).

Répartition: Ceylan, Inde, Vietnam.

Ceylan: sans indication précise de localité, 2 ex.

24. — *Pachylister lutarius* (Er.)

(*Hister lutarius*, Erichson, Jahrb. Insect., in: Klug, 1834, p. 133; — id. Marseul, Monogr. Hister., 1854, p. 154; — *Pachylister lutarius*, Lewis, Ann. Mag. nat. Hist., (7), 14, 1904, p. 146).

Répartition: Inde, Pakistan oriental, Ceylan, Vietnam, Malaisie, Indonésie.
Ceylan: sans indication précise de localité, 1 ex. de petite taille.

25. — *Hister trigonifrons* Mars.

(*Hister trigonifrons*, Marseul, Monogr. Hister., Suppl. 1861, p. 518, type: Ceylan).

Répartition: paraît endémique de Ceylan.

Ceylan: Central Prov.: Peradeniya, env. 600 m, tamisage dans la forêt, près de la station agricole expérimentale, 1 ex.; — sans indication précise de localité, 2 ex.

26. — *Cypturus thugi* Lew.

(*Cypturus Thugi*, G. Lewis, Ann. Mag. nat. Hist., (6), 14, 1894, p. 178).

Répartition: décrit de l'Inde.

Ceylan: North Central Prov.: Alut Oya, sous des écorces, 1 ex.

On peut difficilement comparer cette liste des 26 espèces rapportées de Ceylan par la mission du Muséum de Genève à celle des 32 espèces rapportées par la mission suédoise en 1962.

Du fait qu'elle s'est appliquée spécialement à pratiquer des tamisages en forêt, on constate une abondance d'espèces humiques, l'absence totale des espèces stercoraires et un nombre relativement peu élevé d'espèces corticoles recueillies surtout sur des branches mortes à terre.

Cette nouvelle liste ne répète donc que 11 noms de la première, et elle apporte un supplément de 14 espèces à celle que j'ai donnée en compte-rendu de la mission suédoise.

(Manuscrit reçu le 23 mars 1972)

Adresse de l'auteur :

41, Rue Séguier
F-30 Nîmes
France.

Biotopes suburbains
à *Dermacentor reticulatus*
(Fabricius, 1794)
(IXODOIDEA)

Etude préliminaire

par

B. GILOT, G. PAUTOU, R. IMMLER, E. MONCADA *

Avec 6 figures

L'importance épidémiologique de *Dermacentor reticulatus* (Fabricius) dans la transmission de maladies humaines et animales paraît grande, et pourtant bien peu d'études ont été consacrées à l'écologie de cette tique.

En ce qui concerne les animaux, cette tique est vectrice, notamment, de nombreux protozoaires appartenant au genre *Babesia*: *Babesia* (*Piroplasma*) *canis*, *Babesia* (*Piroplasma*) *caballi*, *Babesia* (*Babesia*) *bovis*, *Babesia* (*Nuttallia*) *equi*¹.

Or l'incidence des maladies que nous venons d'évoquer, surtout la piroplasmose canine à *Piroplasma canis*, est très réelle dans les Alpes et les régions avoisinantes. La piroplasmose canine, considérée par les vétérinaires comme très fréquente dans les départements de l'Isère, de la Drôme et de l'Ain, paraît même, d'après de nombreux témoignages, en extension dans ces départements; bien plus, dans une ville comme Grenoble, un certain nombre de chiens paraît avoir contracté la piroplasmose sans sortir de la ville.

Aussi nous attachons-nous, depuis 1970, à cerner les grandes lignes de l'écologie de cette tique. Or, à côté de biotopes ruraux, traditionnels pour cette

* Laboratoire de Parasitologie (U.E.R. Santé dans la Collectivité. Faculté de Médecine de Rennes. 35) Laboratoire de Biologie Végétale (Université scientifique et médicale de Grenoble 38) Institut tropical suisse (Bâle).

¹ BELISER, 1927; LECLERC-CASSAN, 1969.

espèce, nous avons eu la surprise de découvrir des biotopes urbains ou suburbains qui nous paraissent totalement ignorés de la littérature. Depuis, nous essayons de mieux caractériser cet habitat. Ce sont les premiers résultats de notre étude que nous donnons ici: seuls sont concernés les « terrains vagues », dans lesquels nous avons récolté cette tique en abondance. Nous nous réservons de rechercher, par la suite, d'autres types d'habitats urbains possibles: jardins de plaisance ou jardins publics.

Cette étude déborde un cadre strictement vétérinaire: la fréquentation des terrains vagues par des adultes et des enfants est un fait sociologique: or, si nous avons peu de données sur la fixation de *Dermacentor reticulatus* sur l'homme en France, il n'en est pas moins vrai que cette tique est susceptible d'héberger et vraisemblablement de transmettre (par d'autres voies que l'inoculation) diverses rickettsies.¹

I. MÉTHODE ET LIMITES DE L'ÉTUDE

En 1970, nous avions connaissance d'un terrain vague de la zone suburbaine de Grenoble dans lequel les chiens s'infectaient régulièrement de *Dermacentor*. Une enquête put être entreprise immédiatement; la présence des tiques dans ce terrain fut constatée, grâce à la méthode du « drapeau », tant au printemps qu'à l'automne. Dès lors une enquête plus vaste fut décidée. On étudia ainsi une trentaine de terrains à l'abandon, soit à l'intérieur de l'agglomération grenobloise, soit à la périphérie de la ville. Un nombre non négligeable de terrains contaminés a pu être ainsi décelé (plus de dix, mais ce nombre est loin de représenter le nombre total de terrains contaminés dans la ville, les terrains vagues n'ayant pas encore fait l'objet d'un inventaire complet). La découverte des zones contaminées a été le résultat d'un début de recherche systématique ou de l'exploitation des indications que nous ont transmises des particuliers possédant des chiens. Un certain nombre de ces terrains vagues a fait l'objet par la suite de visites échelonnées dans le temps de façon à avoir une idée sur la phénologie des tiques.

Notre étude comporte en fait un certain nombre d'imprécisions que nous n'avons pas pu supprimer.

Ces imprécisions tiennent d'abord à la technique elle-même. On sait que la méthode « du drapeau » consiste à traîner sur la végétation un morceau de tissu grenu de dimensions fixes sur lequel les tiques s'accrochent. Le drapeau est regardé à distance fixe et les tiques prélevées. Le nombre de tiques peut alors être rapporté soit à l'espace parcouru, soit au temps de recherche. En fait nous n'avons pas réalisé d'étude préalable pour tester la valeur de cette méthode en vue de réaliser un échantillonnage exact des populations. D'autre part, nous n'avons pu procéder ni à un quadrillage précis des zones en question, d'ailleurs très souvent hétérogènes

¹ GIROUD et al. (1965).

du point de vue de la végétation, ni à des comptages normalisés. En tout état de cause, il faudrait également, si l'on veut disposer de données vraiment comparatives d'un terrain à un autre et d'une époque à une autre, relâcher les tiques capturées, interdire tout apport et toute sortie par la mise en place de clôtures, ce que nous n'avons pas pu réaliser¹.

D'autres difficultés proviennent du caractère même de ces terrains par définition éphémères : pour telle parcelle, nous avons pu faire des observations précises

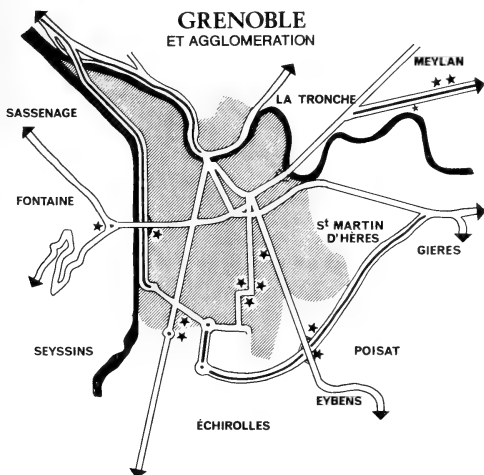


FIG. 1.

Plan de la ville de Grenoble et localisation des terrains infestés.

pendant toute la durée du printemps, mais nous n'avons pas pu savoir ce qui se serait passé à l'automne, une portion d'autoroute ayant été construite, entre temps, sur son emplacement.

Enfin, les deux années durant lesquelles notre étude s'est déroulée sont un peu particulières du point de vue climatologique. L'année 1970 se caractérise par un déficit pluviométrique très marqué pendant les mois de juillet, août et septembre (le total pour ces trois mois n'égalant que 115 mm). S'il est vrai que le mois de juillet à Grenoble est toujours le mois le plus sec, il s'inscrit en 1970 dans la catégorie des mois secs selon GAUSSEN (un mois sec étant un mois recevant une hauteur

¹ Notons également que, d'une façon générale, nous avons fait plus de relevés au printemps qu'à l'automne.

d'eau — exprimée en mm — inférieure au double de la température de ce même mois — exprimée en degrés centigrades). De plus les quantités d'eau tombées au cours des mois d'août, de septembre de la même année sont nettement inférieures à la moyenne. L'année 1971 est également typique d'une année à faibles précipitations, mais dans ce cas, c'est le mois de septembre surtout, qui est anormalement sec (30 mm). Comme précédemment, le total de ces trois mois apparaît comme largement en dessous de la moyenne.

En fait ces deux années correspondent à des conditions relativement proches de la moyenne pour tous les mois sauf pour le trimestre juillet-août-septembre, dont le total pluviométrique est très inférieur à celui des années normales. Par contre la courbe des températures s'inscrit dans une gamme normale avec des températures maximales élevées surtout pendant le mois de juillet. Ces conditions thermiques et pluviométriques sont responsables d'une sécheresse très marquée des horizons superficiels du sol pouvant constituer un facteur limitant pour l'activité du *Dermacentor*.

II. DONNÉES BIOGÉOGRAPHIQUES ET BIOLOGIQUES

Pour situer très globalement le problème, avant même de tenter une définition écologique des biotopes, de leur « fonctionnement », et de la signification générale du phénomène, nous donnerons d'abord quelques précisions touchant la biogéographie et la biologie de *Dermacentor reticulatus*.

Cette tique est connue des pays suivants: France, Grande-Bretagne (où elle est peu fréquente), Suisse (les exemplaires qu'on y a trouvés ont été peut-être importés (IMMLER *et al.*, 1970), Allemagne de l'Ouest (où elle semble cantonnée sur les bords du Rhin, vis à vis de l'Alsace), Allemagne de l'Est, Pologne, Tchécoslovaquie, Hongrie, Roumanie, Bulgarie, U.R.S.S., Japon. Sa distribution est donc limitée à l'Europe et à l'Asie. En Europe, elle paraît à peu près inconnue des pays méridionaux (péninsule ibérique, Italie . . .). En France (ROMAN et SICART, 1957), l'espèce est connue pratiquement de tous les départements sauf de la région méditerranéenne; encore convient-il de préciser que sa distribution précise, et l'espace qu'elle occupe dans les différentes régions, sont totalement inconnus.

Si l'on veut résumer son cycle évolutif, nous dirons qu'il s'agit selon la terminologie de MOREL d'une espèce à cycle triphasique, caractérisé par son ditropisme (deux catégories d'hôtes différents pour les adultes et les immatures) et son endo-exophilie (immatures dans les nids et les galeries de leurs hôtes, adultes sur la végétation).

La liste des hôtes sur lesquels peuvent se fixer les adultes est fort longue et varie quelque peu selon les pays: animaux domestiques: bœuf, cheval, âne, chèvre, mouton, chat, chien; animaux sauvages: chevreuil, cerf, sanglier, renard,

loup. Son hôte préférentiel, pour la France du moins, semble cependant être le chien. Contrairement à ce qu'on sait de *Dermacentor marginatus* qui se fixe souvent sur l'homme (particulièrement sur le cuir chevelu des enfants), il semble qu'on ait peu de références précises au sujet de la fixation sur l'homme, du moins en France, de *Dermacentor reticulatus*.

Dans les trois départements étudiés (Ain, Drôme, Isère), nous avons trouvé des adultes sur une gamme d'hôtes variée: bœuf, cheval, chèvre, chat, chien, chevreuil, renard.

Rappelons ici que les auteurs, après BRUMPT (1919), considéraient jusqu'à présent *D. reticulatus* comme une « tique sauvage » (en opposition avec des tiques appartenant à d'autres genres, *Rhipicephalus sanguineus sanguineus*, par exemple, dont tout le développement s'effectue dans les habitations ou leur voisinage immédiat). Certains auteurs ont même montré que l'influence de l'homme sur la végétation première (notamment par la mise en culture) provoquait la raréfaction, voire la disparition, de *Dermacentor reticulatus* (MACICKA *et al.*, 1956).

III. CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES ET ORIGINE DES BIOTOPES SUBURBAINS

Les terrains vagues dans lesquels les tiques ont été décelées présentent tous les mêmes caractéristiques:

— **situation:** à part de rares exceptions, ils sont situés à la périphérie de la ville de Grenoble, mais tous dans des zones déjà très urbanisées, au point qu'ils sont souvent encadrés, voire complètement cernés par des immeubles. Ils sont souvent proches ou mitoyens des boulevards ou des autoroutes de ceinture (fig. 1).

— **dimensions:** elles sont en général assez grandes (plus de 1 ha); certains terrains ont jusqu'à 7 ha. Il est remarquable que nous n'ayons pas trouvé de tiques dans des terrains de petites dimensions. Cependant il arrive très souvent qu'à l'intérieur de ces terrains la répartition soit loin d'être homogène mais très localisée, soit à une surface limitée (sans que la cause en soit évidente), soit à une fine bande le long des « pistes » empruntées par les chiens.

— **origine:** leur origine rurale ne fait pas de doute: il s'agit, le plus souvent, de terrains sur lesquels il y a moins de dix ans, et souvent moins de cinq, était pratiquée la culture maraîchère; souvent même il s'agissait d'authentiques terres à blé. Leur existence récente se traduit par l'absence d'arbres ou d'arbustes (ce n'est que très rarement que nous avons pu observer quelques arbustes: *Fraxinus excelsior*, *Ulmus campestris*, *Quercus pedunculata*).

Le tableau ci-dessous donne des indications sur la situation, la superficie, l'origine et la destination de certains de ces terrains.

Situation	Superficie	Origine	Destination
Rue Ampère	3 hectares	cultures jusqu'en 1966	projet d'immeubles
Seyssinet	2 hectares	?	projet d'immeubles
Echirolles (camping des nomades)	7 hectares	cultures jusqu'en 1965	construction autoroute
Echirolles (Village olympique)	10 hectares (morcelés en 4 parcelles)	cultures (terres à blé) jusqu'en 1965	construction autoroute (pour une parcelle)
Maison de la Culture	5 hectares	cultures maraîchères	inconnue

IV. LE CYCLE ANNUEL DANS CES BIOTOPES

Phénologie: nous analyserons plus loin nos résultats de façon plus précise, mais nous donnons dès à présent quelques indications générales.

En 1971, les premières tiques ont été trouvées très tôt, dès le 10 février; elles ont été retrouvées les deux mois suivants (en 1970, elles ont été encore récoltées au mois de juin). Peu d'investigations ont été effectuées au mois de juillet et au mois d'août, mais il est permis de penser que, à l'image de ce qui se passe dans les biotopes ruraux, les tiques disparaissent pendant ces deux mois chauds pour être à nouveau présentes au mois de septembre, et qu'elles persistent tard dans l'année pouvant même être à nouveau actives en plein mois de décembre, après une disparition passagère, s'il existe, au cours de ce mois, une période de redoux.

Fluctuations de populations: malgré l'absence d'études quantitatives méthodiques, nous avons pu constater d'assez grandes variations numériques des populations de *Dermacentor* (en notant le nombre de tiques prises dans un laps de temps déterminé, en travaillant toujours au même rythme). Les maxima, dans les différents terrains, et même les périodes d'existence des tiques, ne sont pas forcément synchrones. Cependant au cours des deux années d'étude, il est peut-être significatif que les maxima aient été constatés début mai, moment où, nous le verrons, la température maximale dépasse 20°.

Voici quelques chiffres particulièrement parlants: 3 mai 1971, Village Olympique, 206 tiques en 2 heures avec un seul drapeau (81 mâles, 125 femelles);

5 mai 1971, Echirolles (camping des nomades), 273 tiques en 2 heures avec un seul drapeau (132 mâles, 141 femelles).

Les hôtes: il va de soi que l'hôte principal est représenté par le chien. La fréquentation de ces terrains par des chiens errants ou amenés par leur maître est un fait constatable presque à toute heure du jour.

En ce qui concerne les immatures, on peut se demander si les hôtes sont des rongeurs sauvages tels que mulot et campagnol, ou bien si ce sont des rongeurs qui vivent davantage dans « l'aura » de l'homme, tels que *Rattus norvegicus*, sur lequel, d'ailleurs, des immatures du *Dermacentor* ont été découverts dans d'autres régions (collection Beaucournu). Ce problème n'a, pour l'heure, pas pu être élucidé.

V. LA VÉGÉTATION

La composition floristique de ces terrains porte la marque de leur utilisation préalable récente, mais reflète également les caractères d'une évolution vers les groupements anthropiques des zones à forte densité de population.

La plupart des biotopes étudiés correspond à d'anciennes prairies de fauche. Les espèces prairiales témoins de ce mode d'exploitation y sont encore très nombreuses; on retrouve même, par endroit, la prairie sous sa forme primitive. Dans un nombre de cas plus limité, il s'agit d'anciennes terres à céréales (blé, maïs) ou à cultures maraîchères.

Les espèces végétales qui se sont développées depuis sont le reflet des multiples interventions de l'homme sur le milieu: les terrains vagues servent souvent de lieux de passage, de promenade ou de détente, un lieu de sortie pour les chiens. On note aussi, localement, la fauche de petites parcelles pour des élevages domestiques, de même que, trop souvent, des dépôts d'ordures ou de décombres.

La structure du groupement végétal traduit cette multiplicité d'influences: on peut ainsi constater l'existence de nombreuses unités élémentaires de végétation ayant chacune une composition floristique propre qui donnent au groupement un aspect mosaïqué:

- facette à espèces prairiales dans les parties les mieux protégées avec graminées (*Arrhenatherum elatius*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata*) et légumineuses (*Trifolium pratense*, *Trifolium repens*).
- facette à espèces nitrophiles dans les parties riches en décombres et en excréments, avec *Urtica dioïca*, *Lappa minor*, *Stachys silvatica*.
- facette à annuelles dans les anciens labours: *Artemisia vulgaris*, *Erigeron canadense*, *Stenactis annua*, *Solidago serotina*.

Toutes ces facettes ne sont pas également favorables à la prolifération du *Dermacentor*, et, dans la plupart des cas, on ne le trouve que dans une ou deux unités élémentaires de végétation, sans qu'il soit possible pour l'instant de préciser le déterminisme de ce choix. Par exemple, les tessera riches en espèces prairiales où la masse végétale n'est pas trop importante pour empêcher la présence de graminées sont particulièrement favorables à l'implantation du *Dermacentor*. Ainsi nous avons pu observer de nombreuses tiques à l'affût au sommet des tiges sèches de graminées (en particulier, *Agrostis alba*). Par contre, les tessera riches en espèces rudérales qui dépassent 1,50 m constituent un fourré impénétrable et sont beaucoup moins favorables. Il en est de même des facettes à annuelles, sur parcelles récemment abandonnées, où il existe de nombreux espaces sans végétation.

Nous distinguerons trois types de groupements qui correspondent à d'anciennes prairies et un type de groupement qui correspond à d'anciennes terres à céréales. Il est bien évident que chaque groupement peut présenter plusieurs unités de végétation suivant les interventions de l'homme dans les différentes parties du terrain. Mais il nous a semblé intéressant de distinguer quatre niveaux écologiques fondamentaux, liés en particulier à des conditions d'hydromorphie plus ou moins marquées :

1. Prairie à *Molinia caerulea* sur sol bien pourvu en réserves hydriques en Automne et en Hiver, mais sec pendant les périodes de déficit pluviométriques (juillet). Parmi les espèces compagnes, nous citerons: *Sanguisorba officinalis*, *Gymnadenia conopsea*, *Inula salicina*, *Bromus erectus*. Au point de vue phytosociologique, cette prairie est à rattacher au *Molinietum medioeuropaeum brometosum*, forme la plus sèche des *Molinietum*.

2. Prairie à *Arrhenatherum elatius* sur sol limoneux frais avec *Ranunculus repens*, *Potentilla reptans*, *Dactylis glomerata*, *Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea*, *Knautia arvensis*, *Trifolium pratense*, *Medicago sativa* et des espèces comme *Agrostis alba*, *Plantago lanceolata* indiquant une certaine dégradation de la prairie. Ces groupements sont particulièrement favorables au *Dermacentor*. Dans certaines parcelles la prairie est colonisée par de hautes herbes: *Eupatorium cannabinum*, *Cirsium arvense*, *Cirsium lanceolatum*, *Solidago serotina*, *Urtica dioica*. Ce groupement est à rattacher à l'*Arrhenatheretum elatioris*.

3. La Prairie à *Bromus erectus* sur sol filtrant se réchauffant rapidement avec *Salvia pratensis*, *Ranunculus bulbosus*, *Thymus serpyllum*, *Origanum vulgare*. Elle se rattache au *Mesobrometum*.

4. Les groupements des thérophytes. Ce groupement est constitué par des espèces qui sont attirées par les espaces vides où la concurrence ne peut se manifester. Beaucoup d'entre elles présentent de plus une certaine exigence en nitrates. Le cortège floristique est très riche; nous citerons *Erigeron canadense*, *Amarantus*

retroflexus, *Chenopodium album*, *Sonchus oleraceus*, *Lactuca scariola*, *Capsella bursa-pastoris*, *Hordeum murinum*, *Bromus tectorum*, *Urtica dioica*, *Convolvulus sepium*, *Lappa minor*, *Stenactis annua*. On note aussi la présence d'espèces de jardins: *Aster*, *Erigeron*, *Petunia*.

On peut distinguer deux variantes: une variante fraîche à *Solidago serotina*, une variante sèche à *Stenactis annua*. Ce groupement est à rattacher au *Chenopodietum rudérale*.

VI. LES DONNÉES CLIMATOLOGIQUES

Nous donnerons d'abord un certain nombre d'indications climatologiques générales se rapportant au site de Saint-Martin d'Hères situé dans la banlieue de Grenoble. Ces indications seront visualisées par un climatogramme (fig. 2) qui

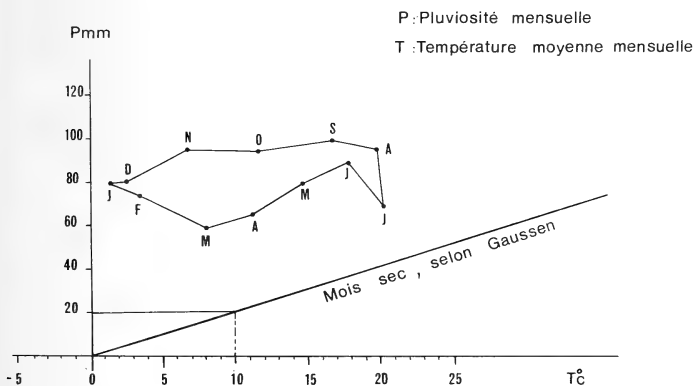


FIG. 2.

Climatogramme de Saint-Martin d'Hères, banlieue de Grenoble (1931-1960).

synthétise les données météorologiques d'une période de trente ans (1931-1960, GARNIER); puis nous essayerons de situer, de façon plus précise, l'activité des tiques par rapport aux données climatologiques pendant les deux années 1970 et 1971 qui ont fait l'objet de notre étude.

Le climatogramme met en évidence les faits suivants:

— il existe une répartition homogène des pluies tout au long de l'année. On note cependant des chutes de pluie un peu plus importantes à partir du mois d'août et durant tout l'automne. Il n'y a pas de mois sec selon GAUSSEN, mais il est

à remarquer que le mois de juillet présente une faible pluviosité. Comme les températures de ce même mois sont élevées, il peut exister une sécheresse des sols filtrants ou correspondant à une nappe phréatique très profonde.

— du point de vue thermique, on note l'absence de mois présentant des températures négatives. L'amplitude thermique est très marquée; elle est de 18°. (A Nice, elle est de 14°; à Annecy et à Chamonix, de 20°).

Ces données générales s'accordent bien avec ce que l'on pense, d'ordinaire, des exigences de l'espèce: selon MOREL, « *D. reticulatus* est une tique des climats tempérés ou froids, à pluviosité allant de 400 mm à 1000 mm annuels, à température moyenne ne dépassant 20-22° ». (A Grenoble, il tombe 985 mm de pluie en moyenne; la moyenne des températures est de 11°; la moyenne des deux mois d'été est de 20°.)

Etudions de façon plus précise ce qu'il est advenu en 1970 et 1971 (fig. 3).

Pendant ces deux années, nous avons pu constater surtout une activité printanière cependant que l'activité automnale était moins importante. Ces résultats sont parallèles à ce que nous connaissons par ailleurs des biotopes ruraux.

Les données climatologiques, pour 1970 et 1971, nous sont fournies par un thermographe enregistreur placé sous abri à un mètre au-dessus du sol et situé à Saint-Martin d'Hères dans la banlieue de Grenoble. De plus les précipitations journalières ont été notées au même endroit pour ces mêmes années.

Ajoutons que ces indications sont encore trop générales pour avoir une idée précise sur l'activité de l'espèce en relation avec la température et l'humidité. Ce qu'il faudrait posséder ce sont des enregistrements en continu de la température et de l'hygrométrie au niveau de la litière végétale parceque ce sont ces facteurs qui vont, en définitive, conditionner l'activité des tiques.

Néanmoins, les chiffres que nous possédons nous donnent un encadrement très général qui nous permettra quelques réflexions:

La température paraît jouer un rôle déterminant dans l'activité du *Dermacentor* (ENIGK, 1958; ROMAN, 1959). Ainsi l'espèce ne manifeste plus d'activité pour des températures trop élevées. On peut considérer que pendant les mois d'été (juin, juillet et août) on a fort peu de chance de trouver des *Dermacentor*. Les prospections ont d'ailleurs été négatives pendant ces mois-là.

Des températures trop basses limitent également l'activité de l'espèce. C'est le cas le plus souvent pendant les mois de décembre et de janvier, mais il semble que la tique soit particulièrement bien adaptée au froid: notons que sa présence a été effectivement constatée dès la fin du mois de février en 1970, date du début de nos prospections (mais selon certains témoignages elle serait apparue dans les biotopes urbains dès le début du même mois); en 1971, elle a été constatée par nous dès le début du mois de février, c'est à dire pour des températures maximales

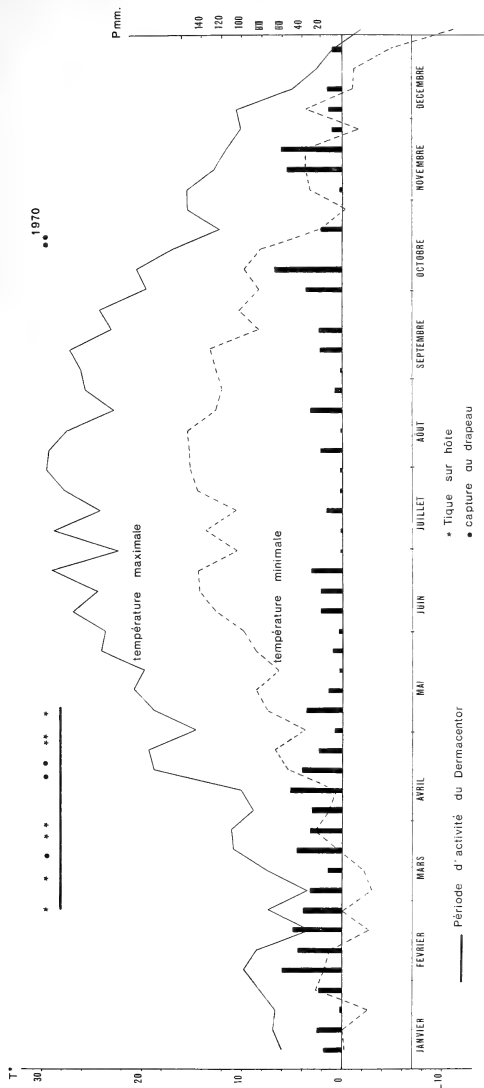


FIG. 3a.

Données climatologiques des années 1970 et 1971 (Saint-Martin d'Hères)
et phénologie de *Dermacentor reticulatus*.

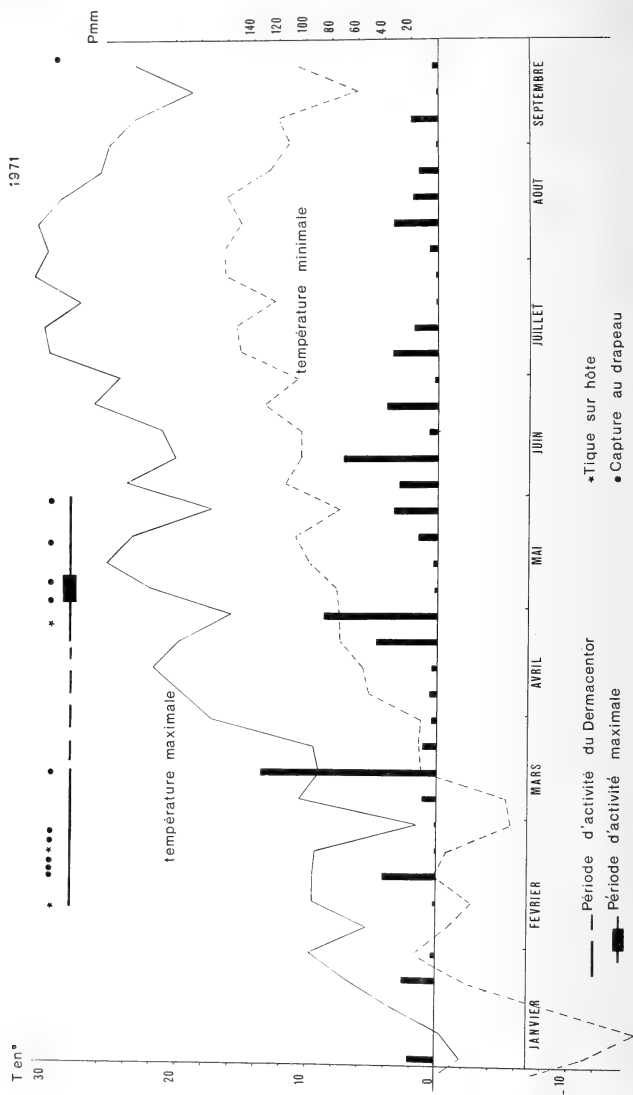


Fig. 3b.

situées autour de 8°. Il semble ainsi que les conditions thermiques puissent être réalisées pendant une grande partie de l'année (même en plein mois de décembre, il peut se produire une période de « redoux » suffisante pour l'activité de l'espèce.)

Les conséquences sont d'importance: la période d'activité du *Dermacentor*, même en un climat réputé rigoureux comme celui de Grenoble, peut s'étendre sur une grande partie de l'année (printemps, automne, hiver . . .), avec des variations dues aux caprices météorologiques de l'année en cours, et la multitude des micro-climats locaux. Ceci confirme et explique les constatations des vétérinaires selon lesquels la piroplasmose peut être contractée par les chiens presque toute l'année durant.

— **L'hygrométrie** joue également un rôle décisif. C'est ainsi qu'une prospection menée dans toutes les zones d'étude au début du mois de novembre 1971 n'a permis de retrouver aucune tique alors que les conditions thermiques étaient par ailleurs favorables, et cela s'explique par l'hygrométrie trop basse des biotopes (précipitations très peu importantes pendant tout l'automne 1971).

VII. DISCUSSION:

SIGNIFICATION ET PORTÉE DE NOS CONSTATATIONS

« La croissance anarchique des banlieues produit un habitat bâtard qui n'est ni la ville, ni la campagne et cumule souvent les inconvénients des deux ». (C. DREYFUS et J. P. PIGEAT, 1971).

« Il leur reste peu de temps, la journée de travail finie, pour profiter de la petite pelouse devant leur pavillon ou du reste de parc entre les immeubles de leur ensemble résidentiel, à moins qu'ils n'aient, pour tout jardin, le terrain vague ou le parterre d'un grand ensemble ». (Ibidem).

Ce phénomène que nous avons constaté, l'intrusion en zone suburbaine d'une tique considérée jusque là comme strictement rurale, il convient de lui chercher une explication, et d'en mesurer la portée épidémiologique.

a. Certes, il ne convient pas d'oublier l'existence rurale de *Dermacentor reticulatus*: cette tique est en effet très abondante dans les environs de Grenoble (c'est à dire essentiellement dans la vallée de l'Isère, le Collinéen qui encadre cette vallée, et tout le Bas-Dauphiné), où elle trouve les conditions locales propres à sa pullulation, et, en ce sens, les biotopes de l'agglomération grenobloise sont très exactement en continuité avec les biotopes ruraux. Entre ces biotopes ruraux et ces biotopes urbains les échanges doivent être très fréquents.

b. Encore ne faut-il pas pour autant mésestimer la nouveauté du phénomène. Il semble bien s'agir d'une « adaptation » de la tique à une vie semi-urbaine (de

même la flore actuelle, nous l'avons vu, témoigne d'une certaine transformation par rapport à la flore primitive), et l'on peut prévoir que le même processus existe dans d'autres villes de France, si par ailleurs les données climatologiques sont favorables.

c. Si l'on s'interroge sur les raisons qui ont rendu la chose possible, nous en évoquerons deux :

— le caractère même des grandes villes modernes; c'est toute la conception de la ville qui a changé depuis le début du xx^e siècle, tant en Europe qu'aux Etats-Unis, et il semble que dans certaines villes françaises cette évolution se précipite actuellement: à la ville « noyau dense et clos », qui rejetait la campagne « extra-muros », s'est substituée une « nébuleuse urbaine », des îlots de campagne persistant au sein même de la ville.

Dans ces conditions, même si l'extension de la ville est planifiée, il est très difficile d'empêcher l'intrusion, dans les banlieues des grandes villes modernes, de parcelles authentiquement rurales et, rapidement, de leurs aspects de dégradation dus à la présence de l'homme, les terrains vagues.

— un fait sociologique: l'abondance des chiens dans les grands immeubles suburbains.

La tique est-elle ou non présente dans ces terrains *avant* leur inclusion dans la ville? Il est vraisemblable qu'elle était déjà présente, mais en petites quantités, parce qu'elle était gênée par les cultures et parce que le nombre d'hôtes n'était pas très élevé; avec l'urbanisation de ces terrains, il est possible que les conditions soient devenues momentanément beaucoup plus favorables¹, ce qui s'est traduit, à certains endroits, par une véritable pullulation: une grande partie de l'espace, primitivement occupée par des prairies de fauche ou des champs de céréales, les uns et les autres étant très peu favorables à l'installation du *Dermacentor*, a été rendue à une existence semi-naturelle et, d'autre part, le nombre d'hôtes a augmenté brutalement (les chiens sont très nombreux dans les immeubles riverains, et trouvent dans les terrains vagues un lieu d'ébats idéal). Par ailleurs (mais ceci demanderait une étude précise), les larves et les nymphes paraissent, elles aussi, pouvoir trouver facilement l'hôte favorable: la présence du *Dermacentor* a été constatée deux années de suite dans certains de ces terrains.

d. Si l'importance épidémiologique réelle n'a pu encore être précisée, essayons du moins de préciser son importance théorique :

1. Pour les animaux: possibilité de contracter la piroplasmose sans sortie à la campagne ou sans sortie de chasse.

¹ Mais si l'on adopte ce point de vue, on pourrait peut-être comparer ces biotopes à certains des biotopes ruraux décrits par MACICKA *et al.* (1956), comme favorables à l'installation du *Dermacentor*: les pâturages non soignés, parcelles initialement modifiées par l'homme et rendues secondairement à un état semi-naturel.

2. Pour l'homme: le fait que *Dermacentor reticulatus* héberge diverses rickettsies (*Coxiella burneti*, entre autres, et même *Rickettsia conori*, MOREL, 1971) constitue un danger pour l'homme, car ces terrains vagues ont actuellement un rôle social indéniable: ils constituent un raccourci d'un bloc à l'autre, mais aussi, bien souvent, un lieu de repos et de promenade pour les riverains (surtout les mères de famille), un terrain de jeu pour les enfants. De plus, un certain nombre d'entre eux ont été, ou sont encore quelquefois, habités transitoirement par des nomades. Les possibilités de contact de l'homme avec la tique sont de ce fait fréquentes.

Sans doute, devons-nous insister sur une des caractéristiques essentielles de ces terrains: la précarité de leur existence. La plupart des terrains vagues, momentanément inemployés, a comme destination définitive la construction d'immeubles ou de routes de ceinture. C'est ce caractère qui rend leur étude difficile: telle parcelle, qui, en mai, était laissée à l'abandon et regorgeait de tiques, est en juin le siège d'un immense chantier. Parfois l'existence du terrain vague paraît de plus longue durée, mais sa vie est tout autant menacée: il s'agit d'une parcelle dont la vocation est depuis longtemps décidée, mais dont l'utilisation — pour des raisons financières, ou administratives — est pour l'heure momentanément différée.

Le caractère souvent épisodique de ces terrains fait que les dangers qu'ils recèlent paraissent momentanément atténués; mais encore convient-il d'insister sur le fait que, au fur et à mesure de l'urbanisation des banlieues, on verra se créer de nouveaux terrains vagues présentant sensiblement les mêmes caractères et qui sans doute hébergeront eux aussi des populations importantes de *Dermacentor*.

RÉSUMÉ

Les auteurs constatent l'intrusion dans une grande ville moderne dont la croissance a été très rapide, d'une tique présumée jusqu'ici exclusivement rurale: *Dermacentor reticulatus* (FABRICIUS, 1794). Cette tique prolifère dans les terrains vagues situés entre les grands ensembles d'immeubles. On tente une définition écologique de ces terrains d'origine rurale, mais dégradés, dont le rôle social est loin d'être négligeable.

Il est vraisemblable que cette analyse pourra s'appliquer également à d'autres villes modernes, et que cette « adaptation » de la tique à une vie semi-urbaine représente un danger épidémiologique véritable.

SUMMARY

The authors have evidence of the intrusion in a modern town of very rapid growth of a tick that has been thought up to now to be exclusively of rural origin:

this tick is *Dermacentor reticulatus* (FABRICIUS, 1794). It proliferates on the waste land situated between the blocks of apartments of large residential estates. An attempt is made to define ecologically this type of land of rural origin but deteriorated, which has a significant social role.

It is likely that this analysis will be found equally applicable to other modern towns and that this "adaptation of the tick to semi-urban living conditions" represents a real epidemic danger.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Verfasser haben festgestellt, dass eine Zecke, *Dermacentor reticulatus* (FABRICIUS, 1794), deren Vorkommen man bisher ausschliesslich in ländlicher Umgebung vermutet hatte, in eine moderne, schnell hochgewachsene Grossstadt eingedrungen ist. Diese Zecke vermehrt sich in den Brachgeländen, die zwischen den Wohnhausgruppen liegengeblieben sind. Es wird eine Ökologische Definition dieser ursprünglich ländlichen, jetzt aber degradierten Gelände, deren soziale Rolle durchaus nicht zu vernachlässigen ist angestrebt.

Aller Wahrscheinlichkeit nach wird sich diese Untersuchung auch auf andere moderne Städte ausweitern können, zumal kein Zweifel besteht, dass die « Anpassungsfähigkeit dieser Zecke an eine halbstädtische Lebensweise » eine echte epidemiologische Gefahr darstellt.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos plus vifs remerciements au professeur A. Aeschlimann (Institut de Biologie, Fribourg), qui nous a prodigué ses conseils lorsque nous avons entrepris l'étude des tiques du Sud-Est de la France et qui a bien voulu relire le manuscrit de cet article.

Nous sommes également très reconnaissants aux vétérinaires grenoblois qui ont eu l'amabilité de recueillir des tiques à notre intention, tout particulièrement les Docteurs Carsentier, Collot, Pourcelot et Rabot.

BIBLIOGRAPHIE

- BELISER, A. V. 1927. La biologie de la tique *Dermacentor reticulatus* en relation avec son rôle comme vecteur de la piroplasmose des chevaux. *Russk. Zh. trop. Med.* 5 (1): 50-55.
- BRUMPT, E. 1919. Transmission de la piroplasmose canine française par le *Dermacentor reticulatus*. Embolies parasitaires dans les capillaires de l'encéphale. *Bull. Soc. Path. exot.* 12 (9): 651-664.
- DREYFUS, C. et T. P. PIGEAT. 1971. Les maladies de l'environnement. Le point de la question, *Denoël, Paris*.

- ENIGK, H. 1958. Zur Biologie der Zecken *Dermacentor pictus* (Herm 1804) in Deutschland. *Z. Parasitenk.* 18 (5): 419-422.
- GIROUD, P., M. CAPPONI, N. DUMAS et J. RAGEAU. 1965. Résultats concernant *Dermacentor marginatus* et *reticulatus* prélevés dans différentes régions de France et leur contamination avec des rickettsies ou des éléments proches. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 260: 5419-5421.
- GOTTMANN, J. 1966. Essai sur l'aménagement de l'espace habité. *Mouton, Paris, La Haye.*
- IMMLER, R., A. AESCHLIMANN, W. BUTTIKER, P. A. DIEHL, G. EICHENBERGER und N. WEISS. 1970. Über das Vorkommen von *Dermacentor* Zecken (Ixodoidea) in der Schweiz. *Bull. Soc. ent. suisse* 3 (2): 99-110.
- LECLERC-CASSAN, M. 1969. Les piroplasmoses des mammifères. Données taxonomiques et biologiques. Thèse vétérinaire, Paris.
- LEDROUT, R. 1968. L'espace social de la ville. Problèmes de sociologie appliquée à l'aménagement urbain. *Editions Anthropos, Paris.*
- MACICKA, O., J. NOSEK et B. ROSICKY. 1956. Poznamky k bionomii, vyvoju a hospodarkemu vyznamu pijaka Tuzneko (*Dermacentor pictus* Herm.). v. strednej Europe. *Biol. Práce* 2 (12), 49 pp.
- MOREL, P. C. Les tiques d'Afrique et du Bassin Méditerranéen (Ixodoides). Manuscrit prêté en communication, consulté à l'Institut tropical suisse.
- MOREL, P. C. 1971. Relations des virus d'animaux et des rickettsies avec leur tiques vectrices. *Annls. Parasit. hum. comp.* 46 (3 bis): 179-196.
- ROMAN, E. 1959. Différences écologiques entre les deux espèces d'Europe occidentale de tiques du genre *Dermacentor*. *Revue Path. gén. Physiol. clin.* 58 (706): 317-318.
- ROMAN, E. et M. SICART. 1957. Les *Dermacentor* de France (Acariens Ixodoïdes). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 92 (1-2): 161-170.

(Manuscrit reçu le 5 avril 1972)

Adresse de B. Gilot:

Attaché de recherches I.N.S.E.R.M.
14, place Charles Dullin
Grenoble 38.100
France

ANNEXE

LISTE DES CAPTURES

Tiques capturées au drapeau

	Date	Nombre de tiques	mâle	femelle	
EYBENS Rue La Fontaine	28 avril 1970	2	1	1	libres
EYBENS Rue La Fontaine	30 avril 1970	6	2	4	libres
EYBENS Rue La Fontaine	5 mai 1970	23	12	11	libres
EYBENS Rue La Fontaine	10 mai 1970	2	2	0	libres
EYBENS Echangeur	10 mai 1970	14	3	11	libres
EYBENS Rue La Fontaine	25 mai 1970	1	0	1	libre
EYBENS Echangeur	26 juin 1970	4	0	4	libres
EYBENS Echangeur	11 octobre 1970	4	2	2	libres
EYBENS Echangeur	19 octobre 1970	1	0	1	libres
EYBENS Rue La Fontaine	19 octobre 1970	1	0	1	libre
EYBENS Rue La Fontaine	10 février 1970	16	10	6	libres
EYBENS Rue La Fontaine	15 mai 1971	11	3	8	libres
EYBENS Echangeur	22 mai 1971	1	0	1	libre
EYBENS Rue La Fontaine	27 septembre 1971	1	0	1	libre
MEYLAN Plaine Fleurie	21 février 1971	11	7	4	libres
MEYLAN Chemin des Peupliers	21 février 1971	13	6	7	libres

LISTE DES CAPTURES (suite)

Tiques capturées au drapeau

	Date	Nombre de tiques	mâle	femelle	
MEYLAN Bd de la Chantourne	6 mai 1971	1	0	1	libre
SAINT MARTIN D'HÈRES Campus	22 février 1971	1	1	0	libres
GRENOBLE Maison de la Culture	25 février 1971	2	2	0	libres
GRENOBLE Rue Ampère	20 février 1971	6	4	2	libres
ECHIROLLES Shell	21 février 1971	14	9	5	libres
ECHIROLLES Village	21 février 1971	3	3	0	libres
ECHIROLLES Shell	3 mai 1971	32	13	19	libres
ECHIROLLES Avenue la Bruyère Rue Pascal	3 mai 1971	129	51	78	libres
ECHIROLLES Avenue Marie-Reynoard	3 mai 1971	42	17	25	libres
ECHIROLLES Rue Léon Blum	6 mai 1971	52	15	37	libres
ECHIROLLES Camping des Nomades	6 mai 1971	272 ¹	131	141	libres
ECHIROLLES Camping des Nomades	29 mai 1971	3			libres
ECHIROLLES Camping des Nomades	27 septembre 1971	1	0	1	libre
SEYSSINET	21 février 1971	34	17	17	libres
SEYSSINET	18 mai 1971	4	1	3	libres

¹ Deux de ces *Dermacentor* (1 mâle, 1 femelle) sont à rapporter avec certitude à *D. marginatus*.

Tiques capturées sur hôte

	Date	Nombre de tiques	mâle	femelle	
EYBENS Rue la Fontaine	27 février 1970	1	0	1	Chien
EYBENS Rue la Fontaine	17 mars 1970	1	0	1	Chien
EYBENS Rue la Fontaine	24 mars 1970	2	0	2	Chien
EYBENS Rue la Fontaine	27 mars 1970	2	1	1	Chien
EYBENS Rue la Fontaine	18 avril 1970	3	1	2	Chien
EYBENS Rue la Fontaine	20 avril 1970	5	2	3	Chien
EYBENS Rue la Fontaine	27 avril 1970	1			Chien
EYBENS Rue la Fontaine	9 février 1970	1	1	0	Chien
ECHIROLLES	12 mars 1969	1	0	1	Chien
SAINT MARTIN D'HÈRES Campus	10 mars 1970	1	1	0	Chien
SAINT MARTIN D'HÈRES campus	5-10 mai 1970	3	0	3	Chien
SAINT MARTIN D'HÈRES village	31 décembre 1968	2	0	2	Chien
SAINT MARTIN D'HÈRES village	mars 1969	68	23	45	Chien ²
GRENOBLE	24 février 1971	1	0	1	Chien
ECHIROLLES	12 mars 1969	1			Chien
SAINT EGREVE	18 mars 1969	1	0	1	Chien
LA TRONCHE	1971	1	1	0	Chien

² A noter que le chien était également porteur de 3 nymphes d'*Ixodes hexagonus*.



Deux aspects du même terrain vague, rue Ampère à Grenoble. ,

Les photos ont été prises à la fin du mois de juin

(cliché A. Bronne).

Changes in lactate dehydrogenase isozyme pattern during the development of *Xenopus laevis* (Daudin)

by

Yvette W. KUNZ

with 8 figures

Lactate Dehydrogenase (LDH) of mammalian tissues occurs in five molecular forms (isozymes), which are composed of two subunits, A and B, synthesized at separate gene loci. They randomly assemble into all possible combinations of four (A_4 , A_3B_1 , A_2B_2 , A_1B_3 , B_4), which are readily separated by electrophoresis. The LDH isozyme patterns are species and tissue specific. They undergo changes during development (CAHN, *et al.*, 1962; MARKERT, 1963; SHAW and BARTO, 1963). A third subunit, C, has been found in the testis of several mammals and birds (BLANCO and ZINKHAM, 1963; GOLDBERG, 1963; ZINKHAM, *et al.*, 1969).

Various species of the amphibia have been studied for LDH pattern, and the number of isozymes found varies from 2 to 25 (CHEN, 1968; GOLDBERG and WUNTCH, 1967; GRAINGER and KUNZ, 1966; KUNZ and HEARN, 1967; MOYER *et al.*, 1968; NACE *et al.*, 1961). Therefore, the amphibian isozymes do not fit in with the hypothesis of random aggregation of two subunits put forward for mammalian tissues.

Xenopus laevis was shown to have nine isozymes in its adult organs (liver excepted). When subjected to electrophoresis the patterns are tissue specific; heart and muscle show highest activity at opposite ends of the banding pattern. During early ontogeny, i.e. from fertilization to early tailbud stage, four anodic isozymes are resolved. Subsequently, the most cathodic isozyme appears and the full complement of nine isozymes is achieved at the hindlimb bud stage (KUNZ and HEARN, 1967). Similar results are reported by GLAYCOMB and VILLEE, 1971).

The purpose of this research was to study the LDH isozymes of 1. isolated regions of egg, cleavage and gastrula stages, 2. isolated tissue primordia of neurula

and tailbud stages, 3. organs such as heart, muscle, brain, eye, intestine from the embryo to the adult toad. The changes in pattern observed are compared with histological data.

MATERIALS AND METHODS

Material: Adult *Xenopus laevis* (above 7 years of age) from laboratory stock was used. To obtain spawn, 400 I.U. of the choriogonadotrophic hormone Pregnyl (Organon) were injected into males and females. The spawn were raised at 22°C, and were fed on nettle powder (*herba urticae*) during the larval period and on minced ox liver after metamorphosis. Developmental stages to the end of metamorphosis were determined according to NIEUWKOOP and FABER (1967) (table 1).

After metamorphosis the young toads were tested at 1, 2 and 3 weeks. From then onwards, they were aged according to weight, until sexual maturity was reached (males at 12 months and of approximate weight 15 g; females at 16 months and of approximate weight 25 g).

Agar gel electrophoresis: The LDH isozymes were separated electrophoretically on agar gel by the high voltage plate method of WIEME (1965). The electrophoresis tank, maintained at constant temperature, was by Vitatron. The agar gel was supported by microscope slides (75 × 25 mm). Three slides with 2-3 samples each were tested in each run. Electrophoresis was carried out for eighty minutes at a voltage gradient of 25 V/cm and at 12°C. LDH activity was visualized by incubating the slides for 45 min. at 37°C in the dark in an agar solution containing 204.5 mg of DPN (Diphosphopyridine nucleotide), 54.5 mg of INT (Iodonitro-tetrazolium), 5.5 mg of PMS (Phenazine methosulphate), and 10.2 ml of neutralized lactic acid, with bidistilled water added to make a final volume of 100 ml (WIEME, 1965).

Preparation and application of samples: a. Direct tissue method: Different regions of early developmental stages were isolated with a microscalpel, after placing the material on a chuck precooled at -20°C in a kryostat (fig. 1). From the tailbud stage 25 onwards the specimens were microdissected, using watchmaker's forceps, under a Wild Stereomicroscope M 5. The fragments or organs thus obtained were pushed into an incision made in the agar gel. In order to avoid desiccation, dissection and application to the gel have to be immediate; no weighing is possible. b. Organs from young and adult toads were applied as homogenates. The organs were ground in a micro glass-homogenizer (Vel), or directly in microcentrifuge tubes of 2 ml vol., at low temperature. Centrifugation was performed in a microcentrifuge (Ole Dich, Hvidovre, Denmark) for 20 min. at 17 000 r.p.m. in a coldroom kept at 4°C. 6 λ of supernatant were applied to each slit.

Histological data: The comprehensive histological observations contained in the Normal Table of *Xenopus laevis* (NIEUWKOOP and FABER, 1967) were used. Additional data were obtained from histological treatment of own material:

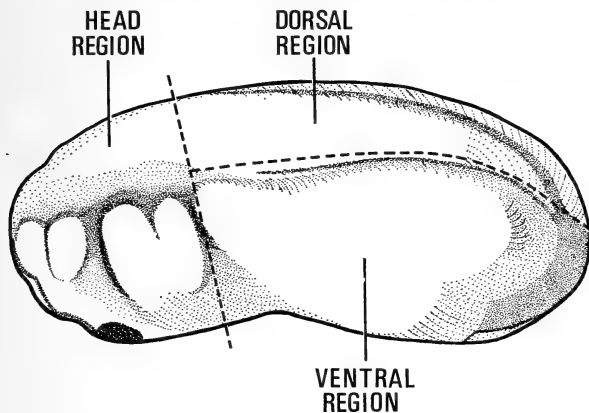


FIG. 1.

Embryo of stage 24 (early tailbud).

The broken lines indicate how the embryo was subdivided. Length 2.5 mm.

Specimens at stages 23-49 were preserved in Bouin (Duboscq), sectioned at 7μ and stained with acid Hemalum (Maier)/Orange G and Azan (after Heidenhain).

RESULTS

The bands of the electrophoretic patterns are numbered I-IX, I denoting the most anodic and IX the most cathodic band.

1. LDH PATTERN OF DIFFERENT REGIONS OF EARLY EMBRYONIC STAGES.

Fertilized egg to early tailbud stage (stages 1-24) display four anodic bands (I-IV) when analyzed *in toto* (KUNZ and HEARN, 1967). Electrophoresis of fragments of these stages give the following results: Analyses of animal and vegetal halves, as well as of dorsal and ventral halves, of cleavage stages 1-9 show four isozymes as in the whole egg. Also, their relative intensity is the same, with band I the strongest, followed in intensity by bands II, IV and III. Fractions of gastrulae, neurulae, to early tailbud (stages 10-24) again do not show any difference between

one another, either in regard to the number or to the relative intensity of the bands (figs. 2, 5).

At the tailbud stage 25, which is characterized by the appearance of the most cathodic isozyme (IX) in whole specimens (KUNZ and HEARN, 1967), band IX is shown to be restricted to the dorsal and head regions (fig. 2).

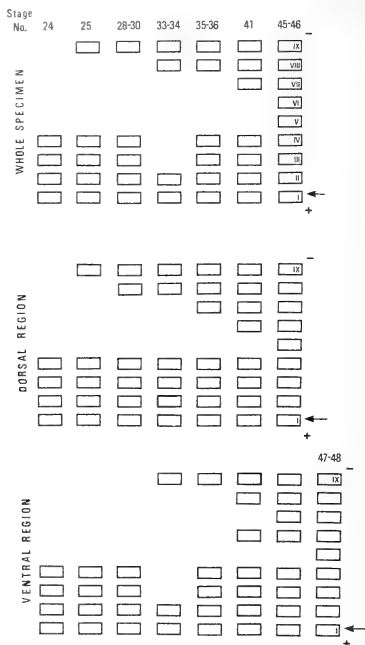


FIG. 2.
Diagrammatic representation of LDH isozyme patterns of whole specimens compared with isolated dorsal and ventral regions.

ad figs. 2-8.

← point of application of sample.

(h) homogenate. All other samples applied as "direct tissue".

Between the tailbud and hindlimb bud stages (stages 25-46) the remaining bands appear to make a total of nine in whole animal homogenates (KUNZ and HEARN, 1967). Analyses of different parts of embryos and larvae give the following results: At stage 28 the tailbud is sufficiently elongated to be inserted into the gel, so that from now onwards, the dorsal region may be subdivided into trunk and tail and run against the ventral region. The patterns and their development are

given (figs. 2 and 3). The trunk pattern is initially ahead of the tail pattern, but at stage 41 both have attained the full complement of nine isozymes. The ventral region, however, still displays only four bands (I-IV) at stage 28. Between stages 32 and 34 bands III and IV are temporarily lost; at stage 34 band IX appears and the set of nine isozymes is attained at stage 47/48.

2. THE DEVELOPMENT OF ORGAN PATTERNS.

Trunk muscle: At stage 41 the trunk region displays nine bands (fig. 3). In a series of experiments the trunk muscles were cleared from neighbouring tissues.

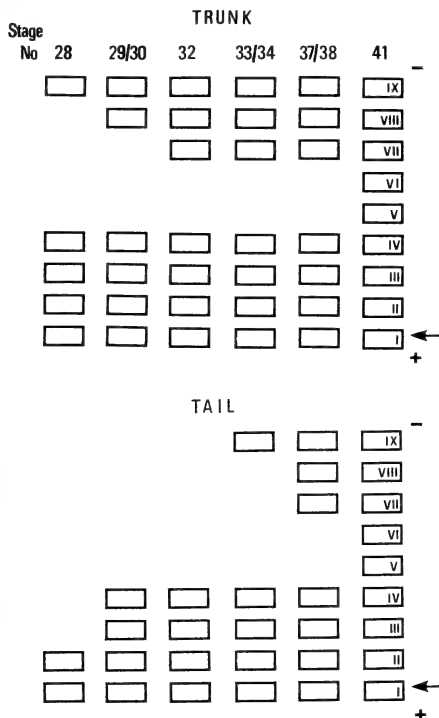


FIG. 3.

LDH isozyme pattern of trunk and tail, obtained by bisecting the dorsal region (fig. 2).

The analyses of muscle tissue alone show the same pattern as the whole trunk. Although the full number of isozymes is present at this stage, their relative inten-

relative intensities of different bands at stage 41 are, however, different from adult skeletal muscle. They are similar to that of trunk muscle at the same stage (41). At stage 51, the tail muscle shows the same distribution of activity as adult skeletal muscle. (The patterns of all adult skeletal muscles tested—individual trunk, hindlimb and forelimb muscles—are identical). The pattern of activity persists to stage 64/65 when band IX decreases abruptly in intensity (fig. 6).

Heart: At stage 35/36 isozyme I is resolved, followed by isozyme II at stage 45. The next change is observed at stage 47, when a strong band IV and weak bands VI and VII are resolved. The ninebanded pattern is established at

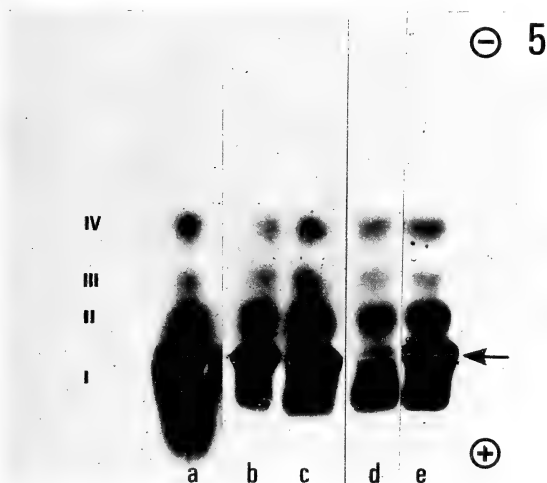


FIG. 5.

Electrophoretic pattern of LDH isozymes of stage 5.

a. one whole egg b. animal half c. vegetal half
d. dorsal half e. ventral half.

stage 49; it shows the characteristic distribution of the adult heart, in that isozymes I-IV are most prominent (figs. 4, 6). The pattern does not change during later larval, metamorphic, postmetamorphic and young toad stages.

Eye: A weak band I becomes apparent at stage 28. Isozyme II is first detected at stage 33/34. At stage 37/38 isozyme IX becomes resolved, followed by III, IV, VII and VIII at stage 40. By stage 45 all bands are present and show activities similar to the adult eye (figs. 4, 7). This pattern does not change during the ensuing stages to adulthood.

Brain: At stage 28, the brain contains isozymes I and II, with isozyme I the more prominent. A change occurs at stage 38 when an intensely staining band IX and weakly staining bands III, VII and VIII appear. At stage 40 all nine isozymes are present. Their relative intensities, however, differ from those of the adult

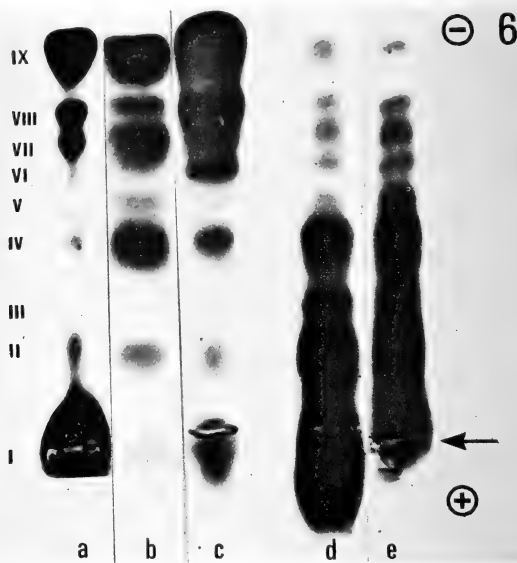


FIG. 6.

Electrophoretic pattern of LDH isozymes of tail muscle and heart.

- a. tail stage 41 b. tail stage 51 c. skeletal muscle adult (h)
d. heart adult (h) e. heart stage 49.

brain, in that band VII is stronger than band VIII and band VI is very weak. The changeover to adult pattern takes place at stage 47 (figs. 4, 7). The pattern remains the same throughout larval, metamorphic, postmetamorphic and young toad stages. It should be mentioned, however, that band IX of the larval brain is labile. In a few experiments with different stages it showed up only faintly.

Intestine: The ventral region of stage 47/48 reveals nine isozymes (fig. 2). At this stage, the yolk is absorbed and the intestine coiled with two spirals. Analysis of the intestine gives the same pattern as the ventral region. Detailed analysis of the developing LDH pattern of the alimentary canal was not carried

out during this study. Spot checks of whole intestines were, however, made, and it becomes evident that from stage 51 to 62 the cathodic isozymes (V-IX) are most prominent, whereas at stage 63/64 a shift of activity to the anodic isozymes is observed. The pattern of the adult duodenum shows, again, greatest activity in the cathodic isozymes.

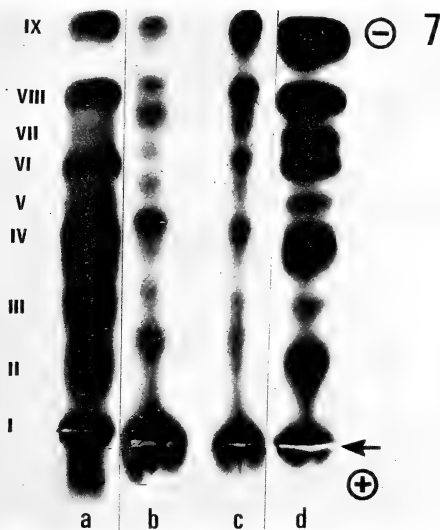


FIG. 7.

LDH isozymes of brain and eye.

a. brain adult (h)

b. brain stage 40

c. eye stage 45

d. eye adult (h)

Hindlimb muscle: At stage 54 (paddle stage) the limb bud is elongated enough to be dissected and inserted into the gel. All the nine isozymes are resolved. There is no predominant cathodic activity as in the adult skeletal muscle. From stage 61/62 onwards band 1 stains up only weakly, and at one week after metamorphosis bands II and III, too, are very low in activity. Thus, the distribution of activity now resembles adult leg muscle except that isozyme VII stains up more intensely than VI. Toads from 0.6 g weight onwards show activity of band VI higher than VII (fig. 8).

Forelimb muscle: At stage 58 the forelimb bud can be tested. All nine isozymes are established showing isozymes I-IV as the most prominent. At stage 63/64 a

shift in activity towards the cathodic isozymes is observed. The pattern is similar to that of the forelimb muscle of an adult toad, except that band VII is more intense than band VI. Finally, in toads from 1.0 g onwards isozyme VI is more active than VII. Parallel runs, on the same slide, of forelimb and hindlimb muscle homogenates show the anodic isozymes of the former much more active (fig. 8).

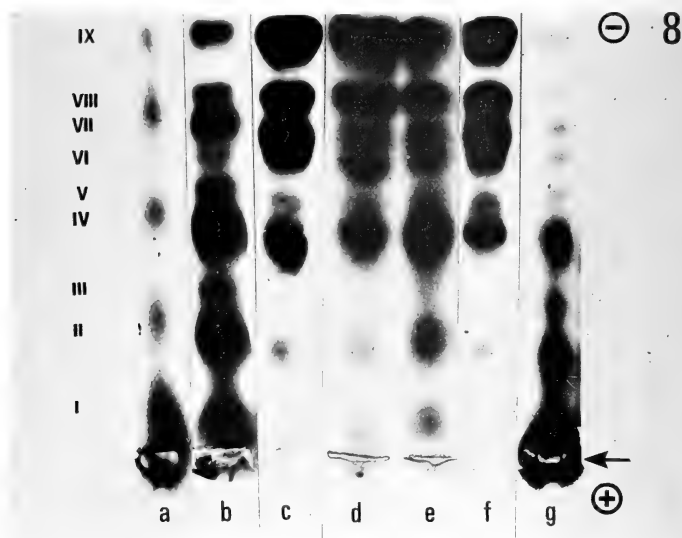


FIG. 8.

LDH isozymes of hindlimb and forelimb muscle.

- a. hindlimb stage 54 b. hindlimb stage 61/62
 c. hindlimb 1 week after metamorphosis (h) d. hindlimb adult (h)
 e. forelimb adult (h) f. forelimb 1 week after metamorphosis (h)
 g. forelimb stage 58.

DISCUSSION

The "direct tissue method" proves to be a particularly suitable method for embryological electrophoretic work. It allows, for instance, the analysis of fractions of single amphibian eggs of 1.5 mm diameter and minute brains and eyes taken from embryos of 4 mm length. New isozymes are detected much earlier during development than when homogenates are applied, because no addition of buffer,

which dilutes enzyme concentration, is required. One of the drawbacks of this method is that when organs or tissue fragments are inserted into the gel, they often distend the application slit, which results in irregular bands ("bat-wings"). Also, since the weight of the tissue fragments or organs is not known, only within each sample may the activities of the isozymes be compared.

The LDH pattern from newly fertilized egg to early tailbud (stages 1-24) is the same for the different regions. A change is observed at stage 25, when isozyme IX appears and proves to be restricted to the dorsal and head regions. The appearance of this isozyme, which is the most prominent in adult skeletal muscle, may be correlated with the onset of contractility (stage 23), which in embryonic vertebrate muscle generally occurs at the time, or shortly before, the first myofibrillae arise. (GLAYCOMB and VILLEE, 1971, observed the first appearance of band IX only at stage 27, which may be due to the fact that they analyzed whole embryos). Also in the other regions, isozyme IX appears at similar stages of muscle cell development: In the ventral region, it is resolved for the first time at stage 33/34, when the muscle cells which are destined to form the ventral somatic muscles ("Urwirbelfortsatz" of MAURER (1891)) have started to migrate to this region. The cells form first a double layer, which, by desintegration of the lateral row of cells, is then reduced to a single row. At the same time the "Urwirbelfortsatz" detaches itself from the dorsal somatic musculature, a process which is completed at stage 41 according to RYKE (1953), and at stage 38 according to NIEUWKOOP and FABER (1967). Myofibrillae appear at stage 38/39 (own observation). The cells are transformed into muscle fibres only at stage 44 (NIEUWKOOP and FABER, 1956). In the tail, isozyme IX appears for the first time at stage 33/34, shortly before the myofibrillae are formed in the most anterior tail segments (table 2). It disappears, on the other hand, at stage 64, when the actual degeneration of the tail muscle has started (49 postotic segments at stage 63 are reduced to 14 at stage 64).

All embryonic organs and regions tested display first the anodic isozymes. The ninebanded pattern in heart, brain, eye, trunk muscle, tail muscle and intestine is achieved, in each case, once the intracellular yolk platelets have disappeared. This seems to suggest that the presence of yolk may have an inhibitory effect on the expression of some LDH isozymes. Adult distribution of activity within the ninebanded pattern, however, is not attained at comparable histological stages: In the eye, the first appearance of the adult pattern (stage 45) coincides with the establishment of the rods and cones. Their appearance and relative numbers at this stage are the same as in the adult, although they are not yet fully grown. The brain has all its parts well developed at stage 53, so that later development consists mainly of growth and some further cytological differentiation. The adult LDH pattern, however, is seen already at stage 47, at a time when the cerebral hemispheres are developing and the vascularization of the brain has started. The heart

displays adult pattern at stage 49, when the atrial septum has been established and the trabeculae are in the process of formation. In the hindlimb muscle a shift towards adult expression (i.e. lower intensity of the anodic bands) is observed at stage 61/62; this is one stage after histogenesis is completed and some time after spontaneous movements of the legs have started (stage 58). In the forelimb muscle the same change is observed at stage 63/64, long after histogenesis is completed (stage 58) and before the forelimbs are used for food catching (from stage 66 onwards). Adult expression of the whole pattern is achieved, in the muscles of both extremities, only several weeks after completion of metamorphosis.

The technical assistance of James Dunne, Matthew Foster and Margaret McNair, all of this department, is gratefully acknowledged.

SUMMARY

The electrophoretic patterns of Lactate Dehydrogenase Isozymes in the developing *Xenopus laevis* are examined, and the observed changes are compared with histological data.

Four isozymes are present in the fertilized egg, whereas in all adult organs (liver excepted) nine isozymes are found. The fourbanded pattern persists during early development until the tailbud stage. Isolated parts give the same result as whole embryos. Regional differences, however, are observed from the tailbud stage onwards, when the most cathodic isozyme is resolved. It makes its first appearance in the dorsal region and much later in the ventral region and tail. In each region it appears at a time when myofibrillae have begun to form.

Extirpated organs—heart, brain, eye and gut—are examined from their anlage and followed through embryonic, larval, metamorphic and postmetamorphic stages until sexual maturity of the animal is reached. In all organs the anodic isozymes develop first, and the adult number of nine bands is achieved in each, once the intracellular yolk platelets have disappeared. Similarly, in trunk and tail muscle nine isozymes are resolved once the yolky material is consumed. Adult expression of the ninebanded pattern, however, does not seem to be associated with comparable histological events; it is achieved at widely different developmental stages of the organs and tissues tested.

RÉSUMÉ

L'auteur a étudié l'évolution des formes multimoléculaires de la déshydrogénase lactique (LDH) pendant l'ontogénèse de *Xenopus laevis*. Les observations sont mises en rapport avec des données histologiques.

L'électrophorèse en gel d'agar révèle neuf formes de lactico-déshydrogénases dans les organes du *Xenopus* adulte (sauf le foie), tandis que l'œuf fécondé possède quatre formes. Dans les jeunes stades de développement — segmentation, gastrulation, neurulation — le « pattern » ne change pas. De plus, les régions isolées donnent le même résultat que l'embryon intact. Cependant, des différences régionales sont observées dès le stade du bourgeon caudal, lorsque l'isozyme migrant le plus rapidement vers le pôle négatif apparaît. Cette isozyme est observée d'abord dans la région dorsale de l'embryon; beaucoup plus tard on la trouve dans la région ventrale et dans la queue bourgeonnante. L'apparition de cette isozyme coïncide, dans toutes les régions, avec la différenciation des myofibrilles.

Plusieurs organes et tissus — le cœur, le cerveau, l'œil, l'intestin, la musculature striée — ont été analysés à partir de leur primordium. Ce sont toujours les isozymes anodiques qui apparaissent les premières. Le nombre adulte (9) est réalisé, dans tous les organes, après la disparition des plaquettes vitellines; mais les « pattern » spécifiques d'organe sont atteints à différents stades de développement des organes.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Laktatdehydrogenase-Muster des sich entwickelnden *Xenopus laevis* wird mittels Agargel-Elektrophorese untersucht. Die beobachteten Veränderungen des Musters werden mit histologischen Daten in Beziehung gebracht.

Das befruchtete Ei enthält vier Isozyme, während die adulten Organe deren neun aufweisen. Während der jungen Entwicklungsstadien (Furchung — frühes Schwanzknospen-Stadium) verändert sich das 4-Banden-Muster nicht. Isolierte Teile ergeben dieselben Resultate wie der Totalkeim. Regionale Verschiedenheiten des Musters werden jedoch vom Schwanzknospen-Stadium an beobachtet. Das am schnellsten wandernde kathodische Isozym erscheint zuerst in der dorsalen Region. Erst viel später wird es in der ventralen Region und dem auswachsenden Schwanz nachgewiesen. In allen Regionen fällt das erste Auftreten dieses Isozyms mit dem Beginn der Myofibrillen-Bildung zusammen.

Verschiedene Organe — Herz, Gehirn, Auge, Darm, Muskulatur — werden separat untersucht. Die Entwicklung ihres Musters wird von der Anlage über Embryonal-, Postembryonal-, Metamorphose-, Postmetamorphose-Periode bis zum geschlechtsreifen Tier verfolgt. In allen Organen erscheinen die anodischen Isozyme zuerst. Die adulte Bandenzahl (9) wird in jedem Falle erreicht, wenn die intrazellulären Dotterplättchen resorbiert sind. Das adulte Verteilungsmuster hingegen tritt in den verschiedenen Organen zu verschiedenen Zeitpunkten ihrer Entwicklung auf.

BIBLIOGRAPHY

- BLANCO, A. and W. H. ZINKHAM. 1963. Lactate dehydrogenases in human testes. *Science* 139: 601-602.
- CAHN, R. D., N. O. KAPLAN, L. LEVINE and E. ZWILLING. 1962. Nature and development of lactic dehydrogenase. *Science* 136: 962-969.
- CHEN, P. S. 1968. Patterns of soluble proteins and multiple forms of dehydrogenases in amphibian development. *J. exp. Zool.* 168: 337-350.
- GLAYCOMB, W. C. and C. A. VILLEE. 1971. Lactate dehydrogenase isozymes of *Xenopus laevis*: Factors affecting their appearance during early development. *Devl. Biol.* 24: 413-427.
- GOLDBERG, E. 1963. Lactic and malic dehydrogenases in human spermatozoa. *Science* 139: 602-603.
- GOLDBERG, E. and T. WUNTCH. 1967. Electrophoretic and kinetic properties of *Rana pipiens* lactate dehydrogenase isozymes. *J. exp. Zool.* 165: 101-110.
- GRAINGER, J. N. R. and Y. W. KUNZ. 1966. Changes in the isozymes of lactic and dehydrogenase during the development of the frog *Rana temporaria*. (2nd Intern. Symp. Quant. Metabol.) *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 14: 335-342.
- KUNZ, Y. W. and J. HEARN. 1967. Heterogeneity of lactate dehydrogenase in the developing and adult *Xenopus laevis*. *Experientia* 23: 683.
- MARKERT, C. L. 1963. Lactate dehydrogenase isozymes: Dissociation and recombination of subunits. *Science* 140: 1329-1330.
- MAURER, F. 1891. Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. *Morph. Jb.* 18: 76-179.
- MOYER, H., C. B. SPEAKER and D. A. WRIGHT. 1968. Characteristics of lactate dehydrogenase isozymes in amphibians. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 151: 650-669.
- NACE, G. W., T. SUYAMA and N. SMITH. 1961. Early development of special proteins. (Symp. Germ Cells and Dev.) *Inst. Internat. d'Embryol. Baselli, Pavia*, 1960, pp. 564-603.
- NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER. 1967. Normal table of *Xenopus laevis* (Daudin). *North-Holland Publ. Co., Amsterdam*.
- RYKE, P. J. J. 1953. The ontogenetic development of the somatic musculature of the trunk of the aglossal anuran *Xenopus laevis* (Daudin). *Acta Zool. Stock.* 34: 1-70.
- SHAW, C. and E. BARTO. 1963. Genetic evidence for the subunit structure of lactate dehydrogenase isozymes. *Proc. natl. Acad. Sci. U.S.A.* 50: 211-214.
- WIEME, R. J. 1965. Agar gel electrophoresis. *Elsevier, New York*, pp. 73, 74, 129, 157.
- ZINKHAM, W. H., H. ISENSEE and J. H. RENWICK. 1959. Linkage of lactate dehydrogenase B and C loci in pigeons. *Science* 164: 185-187.

Adresse de l'auteur :

Department of Zoology
University College
Belfield
Dublin 4,
Ireland

TABLE 1

Short description of developmental stages of Xenopus laevis
(based on the Normal Table by NIEUWKOOP and FABER, 1967)

Stage No.	
1- 9	Cleavage.
10-12	Gastrulation.
13-20	Neurulation.
21	Primary eye vesicles.
24	Tailbud discernible. Initial motor reactions to external stimulation.
25	Beginning of tailfin formation.
26	Ear vesicles protruding. Myotomes showing through for the first time. Beginning of spontaneous movements.
28	Fin extending to anus.
29/30	Eye cup grey.
32	Eye cup horseshoe shaped.
33/34	Beginning of heart beat.
35/36	Eye entirely black. Beginning of hatching. Length of tailbud about $3 \times$ its breadth.
40	Mouth breaks through. Beginning of blood circulation in gills.
41	Gut starts coiling.
44	Appearance of tentacle rudiments. Blood circulation in gills ceased.
45	Beginning of feeding.
46	Hindlimb bud visible.
48	Forelimb bud visible.
53	Hind- and forelimbs in paddle stage.
58	Beginning of metamorphosis: Forelimbs in process of eruption. Ultimate length of larva.
59	Tentacles begin to shrivel up.
61	Head narrower. Tentacles considerably shortened, curved backwards. Fins considerably reduced.
63	Head narrower than trunk. Tentacles mostly disappeared. Tail still longer than body.
64	Length of tail $1/3$ body length.
66	Tail only small triangle. End of metamorphosis.

TABLE 2

Development of different organs.

(based on the Normal Table by NIEUWKOOP and FABER (1967).

* additional own observations)

Trunk muscle

20	Myoblasts spindleshaped in most anterior somites.
21	Myofibrillae formed in most anterior somites.
29/30	Segregation of myotomes reaches tail region.
33/34	Cross-striations of myofibrillae.*
41	Yolk consumed.

Tail muscle

32	Myoblasts spindleshaped in anterior tail somites.
35/36	Myofibrillae visible in anterior tail somites.
39	Cross-striations of myofibrillae.

Stage
No.

- 40 Yolk platelets rapidly disappearing.
 42 Yolk consumed.
 43 Histogenesis of myotomes completed.
 44-58 Growth in size of muscle segments.

Hindlimb muscle

- 52 Condensation of mesenchyme.
 53 Histogenesis of muscle fibres started.
 55 All major muscles of limb present; most have established their origin.
 60 Full differentiation of muscles. Differ from adult only in relative small amount of connective tissue.

Forelimb muscle

- 55 Beginning of muscle differentiation.
 56 Myoblast cells formed.
 58 All muscles well developed.

Brain

- 28 General pattern mainly established.
 28-40 Fibre tracts and later commissures develop. Yolk gradually consumed.
 40-41 Yolk used up.
 43-46 Major development of cerebral hemispheres. Penetration of blood vessels into brain.
 53 All parts well developed. Later development mainly growth and some further cytological differentiations.

Heart

- 28 Primordium of endocardial tube appears.
 33/34 Myocardial wall completed.
 35/36 S-Shape; chambers distinct. Red blood cells present.
 41 Thickening of myocardium of conus and ventricle. Trabeculae develop in ventricle.
 44/45 Atrium partitioned. All valves developed.
 48 Yolk consumed.*

Eye

- 25 Primary eye vesicles fully developed.
 27-31 Invagination of eye vesicles.
 33/34 Lens primordium detached from ectoderm.
 35/36 Beginning of differentiation of pars optica retinae.
 37-41 Vascularization of retina by arteria hyaloidea.
 39 Primary morphogenesis of eye completed.
 40 Nuclei of central lens fibres degenerating.
 42 Rods and cones distinguishable.
 39-44 Development of eye muscles and attachment to sclera.
 45 Yolk consumed.
 47/48 Appearance of rods and cones, and their relative number, same as in adult, although not yet fully grown.
 49-66 Final growth of rods and cones.

Zur Verbreitung der *Culicidae* (Diptera, Nematocera) in der Schweiz

von

Hans BRIEGEL

Herrn Prof. Dr. E. Hadorn zum 70. Geburtstag gewidmet.

Mit 10 Textabbildungen und 1 Tabelle

A. EINLEITUNG

Die weltweit verbreitete Familie der *Culicidae* (Stechmücken) umfasst annähernd 2500 gültige Species in 110 Gattungen und Untergattungen (STONE *et al.*, 1959). Wegen ihrer parasitologischen Bedeutung wurden die Culiciden in vielen Ländern intensiv erforscht; für Europa bestehen mehrere gründliche Bearbeitungen, beispielsweise für England (MARSHALL, 1938), Skandinavien (NATVIG, 1948), Deutschland (MOHRIG, 1969). Verglichen damit ist die Kenntnis der schweizerischen Stechmückenfauna spärlich. Erste ausgedehntere Untersuchungen kennt man von GALLI-VALERIO (1907-1938), vorab in der Westschweiz; BORRANI (1937) untersuchte den Kanton Tessin, REGAMEY (1927) den Kanton Genf, BANGERTER (1926) die Umgebung von Bern; GASCHEN (1940) untersuchte die Anophelenfauna der Schweiz, und schliesslich ist die Arbeit von BÜTTIKER (1948) zu erwähnen, welche u.a. das Problem der Anophelenrassen behandelt.

Die teilweise unübersichtlich mitgeteilten Beobachtungen wurden frisch zusammengestellt und taxonomisch auf den heutigen Stand gebracht, indem alle angeführten Arten nach der Nomenklatur von STONE *et al.* (1959) wiedergegeben werden. Leider existieren meines Wissens in keinem Falle Belegsexemplare, um die Determinationen zu prüfen. Darüber hinaus werden eigene, neue Funde aus dem Gebiet des schweizerischen Mittellandes und teilweise des Juras bekanntgegeben.

B. MATERIAL UND METHODE

In den Jahren 1966—1971 wurde an verschiedenen Orten der Schweiz Larvenmaterial gesammelt und im Labor aufgezogen. Die geschlüpften Imagines wurden bestimmt, genadelt und befinden sich in meiner Sammlung. Die Determination geschah an Weibchen, Männchen und männlichen Genitalpräparaten, was die sicherste Methode ist. Als Schlüssel wurden MARTINI (1931), MARSHALL (1938), hauptsächlich aber MOHRIG (1969) verwendet.

Die Auswahl der Sammelplätze erfolgte, indem auf der Karte potentielle Biotope in Sumpfreionen vermerkt und dann in der Freizeit nach Larven und Puppen abgesucht wurden. Adultfänge mit Netz oder Saugrohr wurden nur gelegentlich getätigt, weil solcherart fast nur Weibchen in abgeflogenen Zustand erwischt werden, welche zur Bestimmung ungünstig sind.

C. ERGEBNISSE

1. *Anopheles (Anopheles) claviger* (MEIGEN, 1804)

Syn. *A. bifurcatus*

Fundorte (Abb. 1) werden in folgenden Arbeiten berichtet: Bei GALLI-VALERIO (1907-1938, 1917b) finden sich total 77 genauere Angaben aus allen Kantonen; im Jahre 1917 führte er eine „Inventaraufnahme“ der Anophelen durch in Anbetracht allfälliger Malaria-Ausbrüche. Im weiteren gibt BANGERTER (1926) Funde aus der Umgebung von Bern, REGAMEY (1927) nennt über 20 Fundorte allein im Kanton Genf und BORRANI (1937) gibt Fänge aus dem Tessin an. GASCHEN (1940) erwähnt diese Art nicht, nennt sie aber in einer andern Arbeit (GEIGY, 1945), jedoch ohne Fundorte. BÜTTIKER (1948) erwähnt Funde im Mittelland und der Autor traf sie in der weiteren Umgebung von Zürich und in Basel.

Als Larvenbiotope kommen verschiedenste Gewässertypen in Frage, von schattigen Waldgräben bis zu Tümpeln im offenen Felde. Über den Einfluss der Verschmutzung bei der Wahl der Brutgewässer bestehen divergierende Ansichten (MOHRIG, 1969); ich fand sie nur in relativ sauberem Wasser.

Die Fangdaten für Larven liegen zwischen den ersten Januartagen bis zum Dezember und für Puppen vom April bis November. Die Art überwintert im Larvenstadium.

Diese westpaläarktische Art ist in der ganzen Schweiz nachgewiesen (Abb. 1) sowie auch in ganz Europa. Allderdings scheint sie mindestens heutzutage weniger häufig zu sein als die Vertreter der *maculipennis*-Gruppe. Zur Höhenverbreitung sei auf Tabelle 1 verwiesen.

Nach Angaben der älteren Autoren findet man sie oft mit *A. maculipennis* s. lat. vergesellschaftet; ich fand sie zusammen mit *A. punctor* (10 mal), *A. annulipes*, *A. cantans*, *A. excrucians* (je 2 mal) und *A. cinereus* (1 mal).



ABB. 1.

2. *Anopheles* (*Anopheles*) *maculipennis* MEIGEN, 1818

Syn. *A. maculipennis typicus* Hackett und Missiroli 1935

Unter diesem Namen wurde früher eine polytypische Art verstanden, welche aus verschiedenen Rassen bestand. STONE (1970) hat jedoch die für uns in Frage kommenden drei Rassen in den Rang von Arten erhoben. Die morphologischen Kriterien für eine Artbestimmung sind nur die Zeichnungen des Exochorions der Eier und deren Schwimmkammerstruktur. Aufgrund dieser Schwierigkeit werden die zu erwähnenden drei Arten oft zusammen als *A. maculipennis* s. lat. benannt.

Im folgenden werden die Informationen aus den früheren Arbeiten so weit wie möglich gesondert behandelt; in der Karte (Abb. 2) sind sie ebenfalls getrennt angeführt.

Fundorte von *A. maculipennis* s. str. finden sich nur bei GASCHEN (1940) und BÜTTIKER (1948). BORRANI (1937) erwähnt wohl 60 Eifunde dieser Art, gibt aber keine Orte dafür an.

Als Larvenbiotop erwähnt BÜTTIKER (1948) kleinere Wasseransammlungen, Quellteiche, kleinere Tümpel mit tieferen und konstanten Temperaturen. Adulte haben ein geringeres Feuchtigkeitsbedürfnis als bei der nächsten Art.

Die in ganz Europa verbreitete Art (BÜTTIKER, 1948) kommt sozusagen in der ganzen Schweiz vor (Abb. 2), im Bereiche von 200—800 m.ü.M., hauptsächlich im Mittelland.

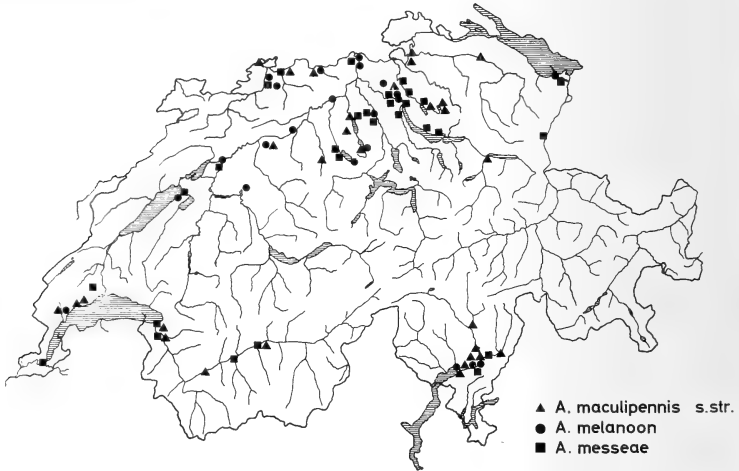


ABB. 2.

3. *Anopheles* (*Anopheles*) *melanoon* HACKETT, 1934

Syn. *A. maculipennis melanoon* Hackett 1934

ssp. *A. maculipennis subalpinus* Hackett und Lewis 1935

Über die systematische Stellung sei auf vorige Art verwiesen. Fundorte (Abb. 2): GASCHEN (1940) in der Westschweiz, im Tessin, BÜTTIKER (1948) in der ganzen Schweiz. BORRANI (1937) erwähnt 19 Eifunde, aber ohne Ortsangabe, im Kanton Tessin.

Larvenbiotope sind nach BÜTTIKER (1948) Wasseransammlungen mit reicher Vegetation und stärkeren Temperaturschwankungen.

Auch *A. melanoon*, eine eher südliche Art (BÜTTIKER, 1948) wurde in der ganzen Schweiz gefunden, vorab jedoch im Mittelland. In der Höhenverbreitung scheint diese Art nicht ganz so hoch zu gehen wie die beiden vorigen (Tab. 1).

4. *Anopheles (Anopheles) messeae* FALLERONI, 1926

Syn. *A. maculipennis messeae* Falleroni 1926

Betreffs systematischer Stellung gilt analog, was schon zu vorigen beiden Arten gesagt wurde. Fundorte (Abb. 2): GASCHEN (1940), BÜTTIKER (1948); BORRANI (1937) erwähnt im Kanton Tessin 30 Eierfunde, aber ohne Ortsangabe.

Larvenbiotope sind nach BÜTTIKER (1948) grössere Tümpel, Uferzonen von Seen mit reicher Vegetation, auch seichte, warme Wasserlachen.

Die in ganz Europa nachgewiesene Art (BÜTTIKER, 1948) kommt ebenfalls in den meisten Teilen der Schweiz vor (Abb. 2); ihre Höhenverbreitung (Tab. 1) ist ähnlich wie bei voriger Art. *A. melanoon* und *A. messeae* sind oft miteinander vergesellschaftet (BÜTTIKER, 1948).

Gesamthaft kann für diese drei Arten — *maculipennis* s. lato — festgestellt werden, dass sie örtlich und jahreszeitlich weitgehend nebeneinander vorkommen, sowohl südlich wie nördlich der Alpen, und teils sogar in denselben Gewässern. Es finden sich gewisse Unterschiede in den Larvenbiotopen; auch können bei diesen Arten die Häufigkeiten der Adulten stark variieren, abhängig von örtlichen Klimafaktoren, wie Untersuchungen von FISCHER und SCHUPP (1956) in der Region des Bodensees zeigten. Jahreszeitlich wurden Larven und Puppen von April bis November gefunden. Diese Arten überwintern als ♀ oft in menschlichen Behausungen oder Tierställen, je nach Wirtspräferenz.

Ergänzungshalber sei erwähnt, dass *A. messeae* der entscheidende Vektor darstellt für die menschliche Malaria. Die früheren Malariaherde decken sich meist auch mit der Verbreitung von *A. messeae* (FISCHER und SCHUPP, 1956). *A. atroparvus* Van Thiel, der andere potentielle Malaria-Vektor in Deutschland (MOHRIG, 1969) ist in der Schweiz bis jetzt nicht bekannt.

Vergesellschaftungen mit *A. claviger* werden von den früheren Autoren berichtet, ich selbst fand *maculipennis* s. lato auch mit *A. annulipes* und *A. cinereus*.

5. *Anopheles (Anopheles) plumbeus* STEPHENS, 1828

Syn. *A. nigripes* Staeger 1839

Erste Funde (Abb. 1) verzeichnet GALLI-VALERIO (1907-38) aus der Region von Lausanne (8 Funde an 2 Orten), BANGERTER (1926) aus Bern (Bremgartenwald), REGAMEY (1927) im Kanton Genf, BORRANI (1937) im Tessin, Autor bei Adlikon und bei Wallisellen.

Die Larven von *A. plumbeus* leben in Dendrotelmen, wobei folgende Bäume genannt werden: Weisstanne (GALLI-VALERIO, 1907-38), Kastanien (BORRANI, 1937), Buchen (MOHRIG, 1969). Dies ist ein extremer Biotop, sodass für diese Art keine Massenvermehrung in Frage kommt, weshalb auch die Funde spärlich sind.

Larven wurden gefunden von März-September (GALLI-VALERIO, 1907-38), Mai-November von REGAMEY (1927) respektive von Juli-Dezember im Tessin (BORRANI, 1937). Die Imago fliegt von Mai-September und die Überwinterung findet im Larven-, meist jedoch im Eistadium statt (MOHRIG, 1969). Die Art ist über ganz Europa verbreitet. Oft ist sie vergesellschaftet mit *A. geniculatus* (BANGERTER, 1926; MOHRIG, 1969), dem andern bei uns vorkommenden Baumbrüter.

6. *Mansonia (Coquillettidia) richiardii* (FICALBI, 1889)

Einziger Nachweis in der Schweiz von GALLI-VALERIO (1907, 1922, 1930), bei Lausanne, (Abb. 8); Larvenfunde im Januar, März und April. Leider wird keine Biotopbeschreibung gegeben. Es hängt mit der permanent submersen Lebensweise dieser Larven zusammen, dass sie so selten gefunden wird; zudem ist sie hier monozyklisch und hat eine sehr langsame Entwicklung (MOHRIG, 1969). Beobachtungen zu deren Biologie beschreibt WESENBERG-LUND (1920-21). Diese Art ist in ganz Europa bekannt (NATVIG, 1948).

7. *Aedes (Ochlerotatus) annulipes* (MEIGEN, 1830)

Syn. *A. quartus* Martini 1920

Die Weibchen dieser Art sind schwierig abzutrennen von *A. excrucians* und *A. cantans*. Nach MOHRIG (1969) ist die Form der Klauen der Hintertarsen ein geeignetes Merkmal zur Trennung von *excrucians* und *annulipes*. An den männlichen Hypopygien sind die Unterschiede deutlicher: die Gestalt der Klapptetten von *A. annulipes* ist kräftiger und scheint mir oft etwas kürzer als bei *A. excrucians*; der Klapptettenanhang ist häufig an seiner Befestigungsstelle bei *A. annulipes* etwas deutlicher abgesetzt als bei *A. excrucians*.

Erstnachweise für die Schweiz gelangen an 12 Fangorten des schweizerischen Mittellandes (Abb. 3).

Als Larvenbiotope wurden meist sonnige, aber verkrautete Tümpel und Gräben gefunden. MOHRIG (1969) beschreibt demgegenüber *A. annulipes* als eine Art des halbschattigen Geländes an Waldrändern. Die Larven wurden ge-

funden von April bis Juli. Im schweizerischen Mittelland ist die Art lokal häufig und ziemlich verbreitet; sie kommt in ganz Europa vor (EDWARDS, 1921).

Vergesellschaftet war die Art mit *A. punctor*, *A. excrucians*, *A. cinereus*, *A. vexans*, *A. refiki*, *A. cantans*, *C. annulata*, *C. morsitans*, *A. claviger*.

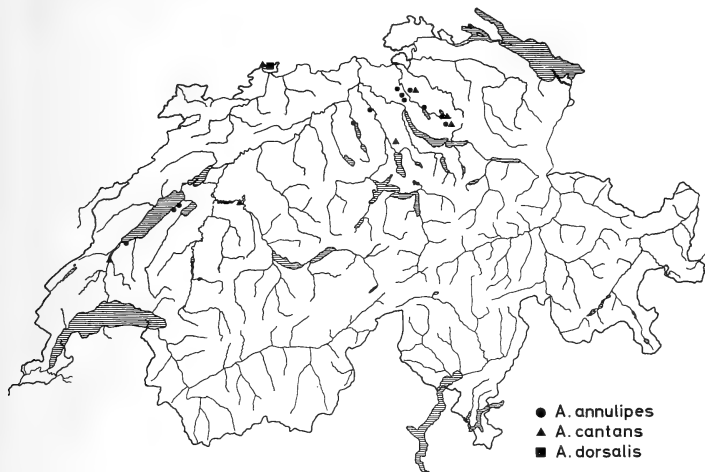


ABB. 3.

8. *Aedes (Ochlerotatus) cantans* (MEIGEN, 1818)

Syn. *Culicada cantans*

Aedes maculatus (Meigen, 1804)

Über die Schwierigkeiten der Bestimmung vergl. MOHRIG (1969). Selbst das männliche Hypopygium muss mit grösster Sorgfalt beurteilt werden. Das Schuppenmuster des Mesonotums ist nur brauchbar, sofern ganz intakte Weibchen zur Verfügung stehen; zur Abgrenzung gegenüber *A. annulipes* benutzte ich oft das Merkmal der kürzeren weissen Schuppenringe der P_3 .

Funde werden mitgeteilt von GALLI-VALERIO (1913) bei Orbe, BANGERTER (1926) bei Bern und der Autor begegnete dieser Art im Kanton Zürich (Abb. 3).

Die Larven dieser Waldmücke (PEUS, 1950) fand ich mehrmals in Brutgewässern an sonnigen Stellen mit dichter Vegetation, was erneut für die ökologische Potenz dieser Art spricht (MOHRIG, 1969).

Alle Larvenfunde fallen in die Zeit von April bis Mai, was vermuten lässt, dass diese Frühjahrsmücke hier nur in einer Generation brütet. Die Art ist in ganz Europa häufig und tritt teilweise massenhaft auf (MOHRIG, 1969).

Vergesellschaftungen mit *A. cinereus*, *A. vexans*, *C. annulata*, *A. annulipes*, *A. excrucians* und *A. punctator* wurden beobachtet.

9. *Aedes (Ochlerotatus) communis* (DE GEER, 1776)

Syn. *Culex nemorosus* Meigen, 1818

Culex sylvaticus Meigen, 1818

Nachweise durch BANGERTER (1926) bei Bern, GALLI-VALERIO (1907-38) an 6 verschiedenen Orten und BORRANI (1937) im Tessin (Abb. 5).

Aus der Schweiz sind keine Biotopbeschreibungen bekannt. *A. communis* ist eine Waldmücke (PEUS, 1950), indem sowohl Larve wie Imago an Wald gebunden sind.

Jahreszeitlich fand man Larven von Januar-Dezember, Puppen von Juni-Oktober (GALLI-VALERIO, 1907-38) und Eier im Februar (GALLI-VALERIO, 1909). Dies spricht eher für eine polyzyklische Vermehrung, sofern keine Artenverwechslungen vorliegen. Sowohl in Italien, Frankreich als auch in Deutschland ist diese Art weit verbreitet.

10. *Aedes (Ochlerotatus) dorsalis* (MEIGEN, 1830)

Syn. *Culex dorsalis* Meigen, 1830

Der erste und einmalige Fund in der Schweiz durch den Autor (Riehen, 8.6.1971, Abb. 3) ist insofern interessant, als diese halobionte Art des offenen Geländes im Binnenland nur lokal in Gewässern höherer Salzkonzentration vorkommt (MOHRIG, 1969). Der Fundort könnte mit den relativ nahe gelegenen Rheinsalinen zusammenhängen, welche eine *A. dorsalis*-Population erlaubten. SERVICE (1969) fand jedoch *A. dorsalis* in England ebenfalls im Süßwasser.

11. *Aedes (Ochlerotatus) excrucians* (WALKER, 1856)

Wie bereits erwähnt (p. 452) ist die Abgrenzung dieser Art gegenüber *A. annulipes* manchmal recht schwierig. Erstnachweise für die Schweiz an 7 Fundorten im Kanton Zürich und St. Gallen (Abb. 4).

Als häufigster Larvenbiotop wurden krautig-bewachsene Tümpel und Gräben im offenen, sonnigen Felde registriert, nur selten im Halbschatten.

Die Larvenfunde fielen in die Zeit von April-Juni, was für Mehrbrütigkeit sprechen könnte; Überwinterung im Eistadium.

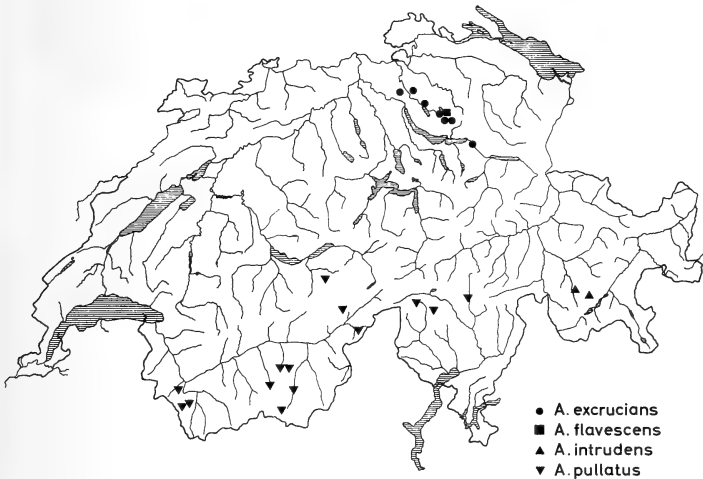


ABB. 4.

Als eine der häufigsten europäischen *Ochlerotatus*-Arten (EDWARDS, 1921) war ihr Vorkommen in der Schweiz zu erwarten; sie ist bekannt aus Skandinavien (NATVIG, 1948), England (MARSHALL, 1938) und Deutschland (PEUS, 1950).

A. excrucians war vergesellschaftet mit *A. punctor*, *A. claviger*, *C. morsitans*.

12. *Aedes (Ochlerotatus) flavescens* (MÜLLER, 1764)

Syn. *Aedes lutescens* (Fabricius 1775)

Erster und bis jetzt einziger Fund in der Schweiz: in offenem, sonnigem Felde in überschwemmtem Wiesland am Pfäffikersee (13.4.67 Seegräben, Abb. 4). Die Seltenheit dieser holarktischen Art in der Schweiz scheint damit übereinzustimmen, dass sie auch in Süddeutschland seltener ist als im Norden (MOHRIG, 1969).

13. *Aedes (Ochlerotatus) intrudens* DYAR, 1919

Erstnachweise dieser nördlichen, holarktischen Art für die Schweiz beim Julierpass (2270 m.ü.M) und oberhalb Bivio (1890 m.ü.M) im Juni (Abb. 4). Ihre westliche Verbreitungsgrenze geht durch Deutschland (MOHRIG, 1969) und setzt sich offenbar durch Graubünden fort. Beide Funde waren in offenem, sonnenbeschienenem, schwach bewachsenem oder kahlem Gewässer. Dass die Larven dieser Frühjahrmücke erst im Juni gefunden wurden, liegt mit der alpinen Lage des Ortes zusammen. Vergesellschaftet waren sie mit *A. punctor*. Es stellt sich die Frage, ob das alpine Vorkommen ein Relikt darstellt, oder ob diese Waldmücke durch das nach Osten geöffnete Inntal eingewandert sei; zur Abklärung muss auf weitere Funde gewartet werden.

14. *Aedes (Ochlerotatus) pullatus* (COQUILLETT, 1904)

Syn. *A. gallii* Martini 1920

Fundorte (Abb. 4): bei GALLI-VALERIO (1907-38) konnten 10 sichere Fundorte eruiert werden, bei BORRANI (1937) im Kanton Tessin deren 3; Autor: ob Grindelwald 1620 m.

Larvenbiotope: vegetationslose, teils steinige Tümpel im Bereiche von knapp 1500 m—2600 m (Tab. 1). Bis jetzt wurde also diese holarktische, alpine Art in der Schweiz noch nie im Flachland festgestellt. Da im Gebirge alle Larven nur im Juli-August gefunden wurden, muss man hier eine monozyklische Entwicklung annehmen.

15. *Aedes (Ochlerotatus) punctor* (KIRBY, 1837)

Fundorte (Abb. 5): BANGERTER (1926) bei Bern; Autor: Fundorte in der Region von Zürich, beim Neuenburgersee, im Jura (995 m.ü.M) und am Julierpass (2280 m.ü.M). Für diese holarktische Wald- und Moormücke (PEUS, 1950) konnte in der Schweiz kein typischer Larvenbiotop charakterisiert werden. Die Larven wurden in den verschiedensten Gewässertypen angetroffen, jedoch nie in unbewachsenen. Larven fanden sich von April-Juni. Die Art scheint also in der Schweiz verbreitet zu sein und kann lokal recht häufig angetroffen werden.

Bemerkenswert ist der höchste Fund von 2280 m.ü.M, zusammen mit *A. intrudens* (Tab. 1). Weitere Vergesellschaftung mit *A. annulipes* wurde beobachtet.

16. *Aedes (Ochlerotatus) refiki* MEDSCHID, 1928

Erstnachweise für die Schweiz am Neuenburgersee (Abb. 5). Biotope der Larven waren sowohl leicht fließende, sandige, lehmige Waldgräben, als auch stark krautige Riedwiesenpfützen in offenem sonnigem Felde. Dies stimmt mit Biotopbeschreibungen von VOGEL (1933) überein. Die sporadischen Vorkommen

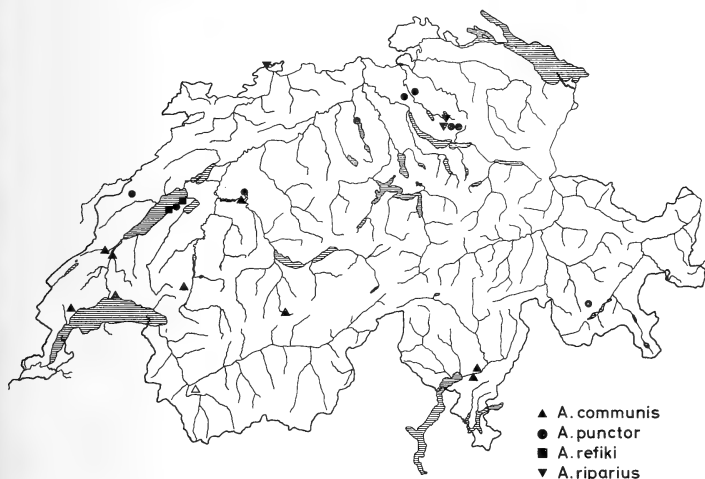


ABB. 5.

dieser Art in der Region von Grenoble und im Elsass (GILOT, 1968) zeigen, dass die Schweiz noch deutlich ins Verbreitungsgebiet von *A. refiki* fällt. GILOT (1968, 1969) gibt als Höhenverbreitung den Bereich von 230—1040 m.ü.M. an. Vergesellschaftet fand sich *refiki* mit *A. cinereus* und *A. annulipes* und bei GILOT (1968) mit *C. morsitans*.

17. *Aedes (Ochlerotatus) riparius* (DYAR und KNAB, 1907)

Syn. *A. semicantans* Martini, 1920

Erstnachweise für die Schweiz beim Pfäffikersee im Zürcher Oberland und eventuell bei Basel (Abb. 5).

Diese Larven fanden sich in teils halbschattigen, teils sonnigen, immer krautigen, vegetationsreichen Tümpeln, im April und einmal im August. Be-

merkwürdig ist der Fund, da sie in Deutschland nur im Nordosten bekannt (PEUS, 1950) und in Mitteleuropa selten ist (MOHRIG, 1969); es könnte sich hier also um südlichste Nachweise dieser nördlich holarktischen Art in Mitteleuropa handeln.

18. *Aedes (Ochlerotatus) sticticus* (MEIGEN, 1838)

Erstnachweis für die Schweiz im Zürcher Oberland (Abb. 9). Die Larven wurden im April in halbschattigem, vegetationsreichem Tümpel gefunden, stechlustige Weibchen im Juli am Waldrande. Diese Biotope stimmen mit der Angabe als Auwaldmücke (PEUS, 1950; MOHRIG, 1969) gut überein. In der Schweiz scheint diese Art allerdings selten zu sein.

19. *Aedes (Finlaya) geniculatus* (OLIVIER, 1791)

Syn. *A. ornatus* Meigen, 1818

Culex ornatus Meigen, 1818 (bei Galli-Valerio)

Culicada ornata (bei Borrani)

Finlaya geniculatus (bei Bangerter)

Diese hübsche, kontrastreiche Art mit metallischen Reflexen ist relativ leicht als solche zu erkennen.

Fundorte geben GALLI-VALERIO (1907—38) in der Westschweiz, BANGERTER (1926) bei Bern, REGAMEY, (1927) bei Genf, BORRANI (1937) im Tessin, BÜTTIKER (1948) im Kanton Zürich; Autor: bei Zürich und in Basel (Abb. 6).

Diese Art, deren Larven in Dendrotelmen leben, scheint also in der ganzen Schweiz vorzukommen. Als stenöke Art ist sie an den Waldbiotop gebunden; umso auffällender ist der Fund von Weibchen aus Basel, mitten in der Stadt (Holbeinplatz), wo sie in der Dämmerung sehr zudringlich waren. Häufig brüten die Larven in Buchen, Kastanien (BORRANI, 1937), Tannenstümpfen, eventuell Ahorn und zwar von 10 cm über Boden bis mehrere Meter.

Larvenfunde wurden festgestellt von März (BANGERTER, 1926) bis September (GALLI-VALERIO) und im Tessin gar bis Dezember (BORRANI, 1937). Die Überwinterung geschieht oft im Ei-, aber auch im Larvenstadium. In der Schweiz wurde die Art zwischen 250-1700 m.ü.M. gefunden (Rochers de Naye, Tab. 1).

Vergesellschaftungen sind nur möglich mit *A. plumbeus*, wie sie von BANGERTER (1926) u.a. festgestellt wurden.

20. *Aedes (Aedimorphus) vexans* (MEIGEN, 1830)

Syn. *Culex vexans* (bei Galli-Valerio)

Fundorte (Abb. 6) von BANGERTER (1926) bei Bern, GALLI-VALERIO (1907—38), der aber keine Ortschaften nennt; ferner BÜTTIKER (1948) bei Rapperswil und Autor im Reusstal und bei Basel-Riehen.

Als Larvenbiotop kommen hauptsächlich sonnige, verkrautete Tümpel und Weiher des offenen Feldes vor, gelegentlich mit leichter Vegetation bestanden;

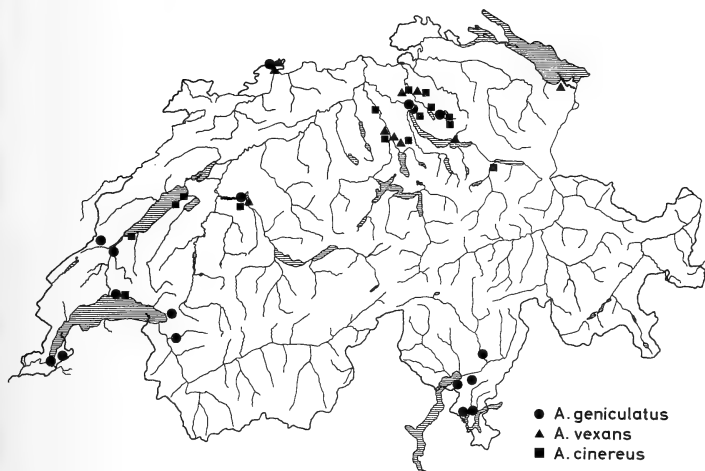


ABB. 6.

in selteneren Fällen auch schattige Stellen an Waldrändern. Larvenfunde von April-Juli möglich. Höhenverbreitung (Tab. 1) zwischen 250—720 m.ü.M.

A. vexans ist eine typische Wiesenmücke, die lokal massenhaft auftreten kann, besonders in regenreichen Jahren mit ausgedehnten Wiesenüberschwemmungen. Die Art ist polyzyklisch (MOHRIG, 1969) mit Überwinterung im Eistadium. Diese holarktische Art ist über ganz Europa verbreitet und im ganzen Orient vorhanden.

Vergesellschaftungen mit *A. cinereus*, *A. cantans* und *C. torrentium* beobachtet.

21. *Aedes (Aedes) cinereus* MEIGEN, 1818

Fundorte (Abb. 6) von BANGERTER (1926) bei Bern, GALLI-VALERIO (1907—38) bei Lausanne. Letzterer nennt sie als sehr selten. Autor fand *cinereus* häufig im Zürcher Oberland, Greifensee, um Zürich, im Reusstal und am Neuenburgersee.

Als Larvenbiotop wurden mehrheitlich sonnige, verkrautete Tümpel und Entwässerungsgräben des offenen Feldes beobachtet; daneben sind aber fast alle Gewässer geeignet. Auch schattige Stellen an Waldrändern können Brut beherbergen, jedoch fast nie unbewachsene Gewässer. Die blutgierigen Weibchen fliegen meist sehr niedrig im Gras oder Gebüsch.

Larvenfunde erstrecken sich von April-September, was auf mindestens 2 Generationen schliessen lässt. Diese Art ist überall in Europa verbreitet und recht häufig. Vergesellschaftungen mit *A. excrucians*, *A. punctor*, *A. annulipes*, *A. cantans*, *A. refiki*, *A. vexans*, *A. claviger*, *A. maculipennis*, *C. annulata*, *C. torrentium*, *C. morsitans*.

22. *Culiseta (Culiseta) alaskaensis* (LUDLOW, 1906)

Syn. *Theobaldia alascaensis*

Erstnachweise für die Schweiz in Wienacht, auf dem Zürichberg und am Neuenburgersee (Abb. 7). Die Larven wurden im Mai in einem halbschattigen, wenig bewachsenen, lehmig-sandigen, leicht fliessenden Waldgraben gefunden. Die Weibchen wurden im April einmal im Hause und einmal im Walde, letztere bei Stechversuchen gefangen. Die Überwinterung erfolgt als Weibchen. Die nördliche, holarktische Art kommt vereinzelt offenbar im ganzen schweizerischen Mittelland vor. Die Hauptverbreitung dieser Waldmücke liegt im zirkumpolar borealen Bereich (MOHRIG, 1969) und diese Funde dürften zu den südlichsten, respektiv südwestlichsten Europas zählen. GILOT (1969) beispielsweise führt sie nicht mehr auf in der Region von Grenoble. Vergesellschaftet war sie mit *C. annulata*.

23. *Culiseta (Culiseta) annulata* (SCHRANK, 1776)

Syn. *Culex annulatus*

Theobaldia annulata

Fundorte geben BANGERTER (1926) bei Bern, REGAMEY, (1927) bei Genf, GALLI-VALERIO (1907—38) in der Westschweiz, BORRANI (1937), BÜTTIKER (1948). Autor: von der Ostschweiz bis zum Neuenburgersee (Abb. 7). Diese grosse,

westpaläarktische Mücke (PEUS, 1950) ist in der ganzen Schweiz anzutreffen, Weibchen des öfteren in menschlichen Behausungen, wo sie überwintern.

Larven fanden sich in Waldgräben oder in Entwässerungsgräben von Wiesen; die Art gilt als ausgesprochen euryök. Larven waren vergesellschaftet mit *A. cantans*, *A. cinereus*, *C. alascaensis*.

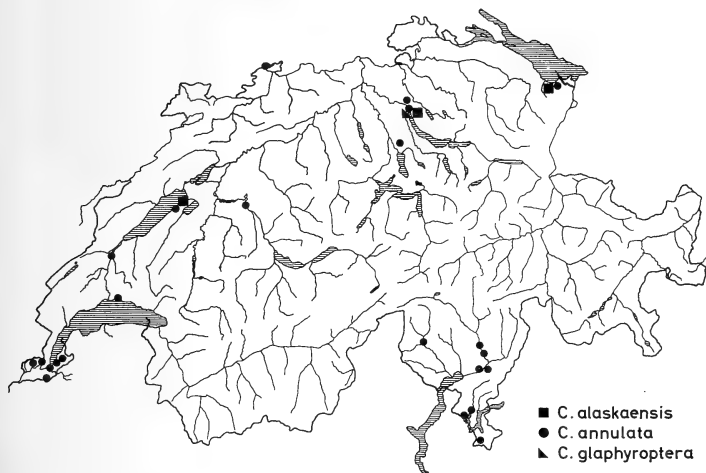


ABB. 7.

24. *Culiseta (Culiseta) glaphyoptera* (SCHINER, 1864)

Falls keine Fehlbestimmung vorliegt, ist dies der Erstnachweis für die Schweiz, bei Zürich (Abb. 7). Diese eher nördlich montane Art brütet vorab in Lithotelmen (PEUS, 1950), kommt aber auch in kühlen Quelltümpeln vor (MOHRIG, 1969). Die Funde in Deutschland sind recht spärlich, jedoch häufiger in der Slowakei (TRPIS, 1965).

25. *Culiseta (Culicella) fumipennis* (STEPHENS, 1825)

Ebenfalls ein Erstnachweis für die Schweiz beim Pfäffikersee (Abb. 8). Die Larven wurden im April in halbschattigen, verkrauteten Tümpeln gefunden. Auch hier ist die Bestimmung nicht ganz einfach. Diese Art ist in Deutschland sehr selten und über ihr dortiges Vorkommen fast nichts bekannt; die Verbreitung

erstreckt sich jedoch über England, Frankreich, Niederlande, Skandinavien, Polen und die USSR (MOHRIG, 1969).

26. *Culiseta (Culicella) morsitans* (THEOBALD, 1901)

Erstnachweis für die Schweiz im Klotener Ried und im Zürcher Oberland (Abb. 8). Larven waren im März und April zu finden in immer bewachsenen und verkrauteten Tümpeln und Gräben, die sowohl im Halbschatten als auch im offenen Feld lagen. Da sie als Larven überwintern, können solche schon recht

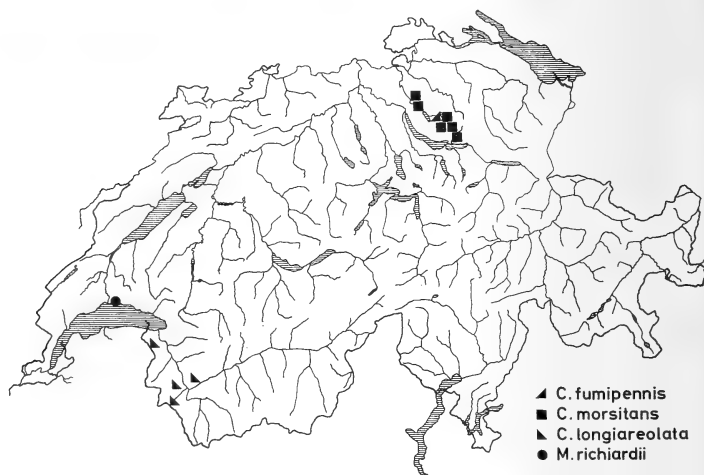


ABB. 8.

früh im Jahr gefunden werden. Die Vermehrung ist monozyklisch (MOHRIG, 1969). Die Art ist in ganz Europa weit verbreitet; umso erstaunlicher ist es, dass sie in der vorliegenden Sammlung nicht häufiger auftrat. Vergesellschaftet war sie mit *A. claviger*, *A. punctor*, *A. excrucians*, *A. annulipes*, *A. cinereus*.

27. *Culiseta (Allotheobaldia) longiareolata* (MACQUART, 1838)

Syn. *Theobaldia spathipalpis*

Einzige Funde in der Schweiz von GALLI-VALERIO (1930) im Wallis zwischen 900 und 1000 m.ü.M. (Abb. 8, Tab. 1). Der einzige Larvenfund war in einem Quelltümpel im Juli. Die drei Weibchen-Funde erstreckten sich über April-August.

Die Funde dieser süd-paläarktischen und äthiopischen Art sind erstaunlich, da sie wohl in Frankreich und England bekannt ist (SENEVET und ANDARELLI, 1959), nicht aber in Deutschland (MOHRIG, 1969; PEUS, 1950; MARTINI, 1931); auch TRPIS (1965) meldet keine Funde aus der Slowakei.

28. *Culex (Neoculex) hortensis* FICALBI, 1889

GALLI-VALERIO (1921) erwähnt sie im Kanton Waadt in einem Brunnen-schacht (Abb. 9). Die Determination besorgte Martini. Autor fand Larven im Juli in einer bewachsenen, sonnigen Wiesenüberschwemmung bei Basel. Dieser

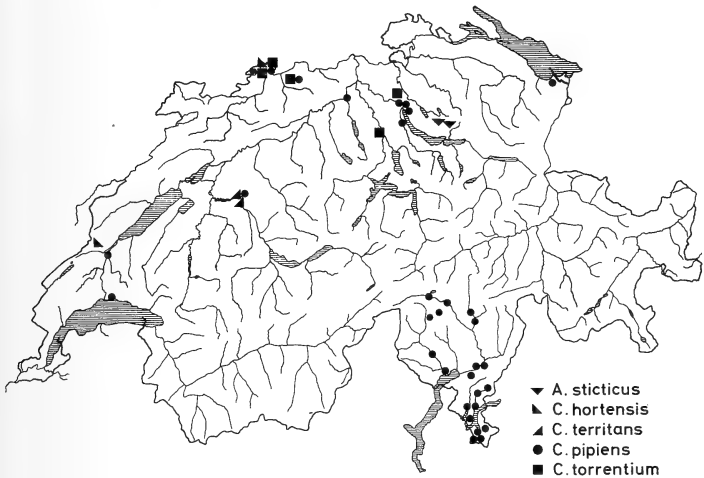


ABB. 9.

Fund steht im Gegensatz zu PEUS (1950), der Lithotelmen und Quelltümpel als Larvenbiotope nennt. *C. hortensis* ist eine mediterrane, hier seltene Art. Der Fund von Basel-Riehen stimmt mit früheren Feststellungen überein, dass die Art nur in südlichen Gebieten Deutschlands vorkomme (MOHRIG, 1969).

29. *Culex (Neoculex) territans* WALKER, 1856

Einziger Fund von BANGERTER (1926): Larven im Juli und August in der Nähe von Bern (Abb. 9) ohne Biotopbeschreibung. Von Deutschland wird *C. territans* häufig gemeldet, besonders aus dem Süden. Somit könnte diese Art

auch anderweitig in der Schweiz angetroffen werden. Die von BÜTTIKER (1948) zwar ohne Ortsangabe erwähnte Art *Culex apicalis* Adams, 1903 ist *C. territans*; wie neue Befunde zeigten gilt nämlich die Art *C. apicalis* ausschliesslich auf die Neue Welt beschränkt (MOHRIG, 1969).

30. *Culex (Culex) pipiens* LINNAEUS, 1758

Diese klassische Hausmücke, welche holarktische, neotropische und äthiopische Verbreitung zeigt, wird auch in der Schweiz immer und überall angetroffen. So wird sie erwähnt von BANGERTER (1926), BORRANI (1937), GALLI-VALERIO (1907—38) und BÜTTIKER (1948). Es erübrigt sich, von dieser Art eine vollständige Verbreitungskarte zu geben, da sie als Kulturfolger wirklich überall anzutreffen ist; Abbildung 9 zeigt nur eine Auswahl.

Die Larven sind in nahezu allen stehenden Gewässertypen zu finden, ganz besonders in Gartenfässern und andern direkt vom Menschen geschaffenen Brutplätzen, wobei der Verschmutzungsgrad kaum eine Rolle spielt.

Jahreszeitlich verteilen sich die Larven in diesem aufgearbeiteten Material von Juni-November und die Puppen von Juni-September. Die Überwinterung erfolgt als Weibchen in nicht zu trockenen Kellerräumen, weshalb das ganze Jahr hindurch fliegende Weibchen anzutreffen sind. Vergesellschaftungen wurden in einigen Fällen mit *C. torrentium* beobachtet.

31. *Culex (Culex) torrentium* MARTINI, 1925

Von *C. pipiens*, einer kryptischen Art (SERVICE, 1968), ist *C. torrentium* schwer zu trennen, besonders bei den Weibchen. Das Merkmal der Stammlänge von $r \frac{2}{3}$ (MOHRIG, 1969) schien in den meisten Fällen eindeutig. Sicher ist die Unterscheidung am männlichen Hypopygium: der basale Fortsatz am Paraprokt ist stark verlängert und deutlich gebogen gegenüber *C. pipiens*. Dies kann oft schon am narkotisierten Tier festgestellt werden.

Erstnachweise für die Schweiz (Abb. 9) im Reusstal und in der Region von Basel durch Larvenfänge von Mai bis Juli. Als deren Biotop werden Lithotelmen und Quelltümpel angeführt (PEUS, 1950). Jedoch fand ich die Larven ausschliesslich in grasigen Tümpeln des offenen, sonnigen Feldes. Diese europäische Art gilt als nicht häufig, was aber auf Verwechslungen mit *C. pipiens* beruhen mag. Jedenfalls scheinen wenigstens im Raume Basel erhebliche *C. torrentium*-Populationen zu bestehen: als ganz grobe Annäherung kann hier ein 2 : 1 Verhältnis von *C. pipiens* zu *C. torrentium* angegeben werden. Sie sind sehr oft vergesellschaftet mit demselben

Gewässer. Diese Aussagen scheinen berechtigt, da im Rahmen einer Abklärung über allfällige Stechmückenplagen von beiden Arten ein beträchtliches Material aus der Region Basel individuell gesichtet wurde.

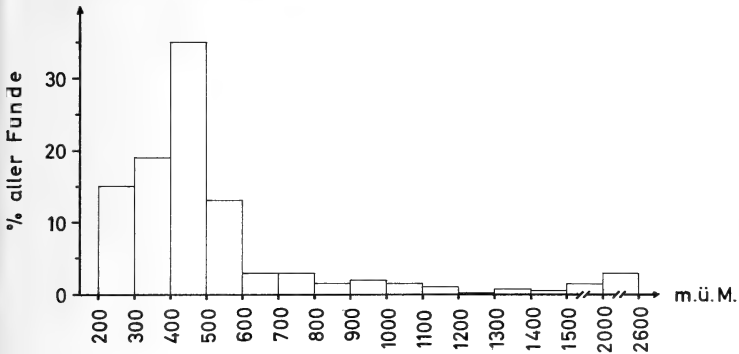


ABB. 10.

Höhenverbreitung der Familie Culicidae in der Schweiz.

D. DISKUSSION UND ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden für die ganze Schweiz gesamthaft 31 Arten der Familie *Culicidae* nachgewiesen. Nebst eigenen, neuen Funden wurden auch die alten Berichte soweit bekannt aufgearbeitet und erstmals gesamthaft ausgewertet und verglichen.

Die ersten Untersuchungen zur Culicidenfauna stammen von GALLI-VALERIO (1907—1938). Diese ergaben folgende 14 Species: *Anopheles claviger*, *A. maculipennis* s. lat., *A. plumbeus*; *Mansonia richiardi*; *Aedes cantans*, *A. communis*, *A. pullatus*, *A. geniculatus*, *A. vexans*, *A. cinereus*; *Culiseta annulata*, *C. longiareolata*; *Culex hortensis*, *C. pipiens*. — Lokale Funde von BANGERTER (1926) in der Region Bern ergaben dazu 2 weitere Arten: *Aedes punctor* und *Culex territans*. Die Untersuchungen von REGAMEY (1927) im Raume Genf zeigten demgegenüber keine neuen Arten. BORRANI (1927) und GASCHEN (1940) unterteilten als erste ihre im Zusammenhang mit Malaria-Problemen gefundenen Vertreter von *Anopheles maculipennis* in deren 3 heute als einzelne Arten bekannten *Anopheles maculipennis* s. str., *A. melanoon*, *A. messeae*. Der letztere Autor gab dazu auch getrennte Fangorte an, deren Anzahl aber erst durch BÜTTIKER (1948) wesentlich erhöht wurde. — In eigenen Sammelaktionen konnten von 1966—1971 zusätzlich 13 Arten erstmals für die Schweiz nachgewiesen werden: *Aedes annulipes*,

A. dorsalis, *A. excrucians*, *A. flavescens*, *A. intrudens*, *A. refiki*, *A. riparius*, *A. sticticus*; *Culiseta alaskaensis*, *C. glaphyoptera*, *C. fumipennis*, *C. morsitans*; *Culex torrentium*.

Verglichen mit ausländischen Arbeiten ist diese Artenzahl kleiner; für Deutschland werden 44 genannt (MOHRIG, 1969), für die Slowakei 37 (TRPIS, 1965), für Skandinavien 35 (NATVIG, 1948) und für Grossbritannien allerdings nur 29 (MARSHALL, 1938).

Alle erhältlichen Fangorte wurden ausgewertet in Bezug auf die Höhenverbreitung der Arten (Tab. 1, Abb. 10), da ja die Schweiz alle Übergänge vom Flachland zum Hochgebirge auf engem Raume bietet. Es zeigte sich, dass die Culiciden vom Flachland (200 m) bis in die alpinen Regionen (2600 m) gefunden wurden, also bis über die Baumgrenze. Jedoch entfallen etwa 1/3 aller Funde (32 %) auf die Lagen zwischen 400 und 500 m.ü.M. und ca 80 % fanden sich unterhalb 600 m.ü.M. Arten mit ausgesprochen montaner Verbreitung sind *Aedes intrudens* und *A. pullatus*, welche nicht unter 1450 m vorkamen. Alle andern, die gelegentlich in grösseren Höhen gefunden wurden, haben ihre Schwerpunkte im Flachland, z.B. *Aedes punctor*, *A. geniculatus* und *Culex pipiens*.

Vergleicht man die schweizerischen Larvenbiotope mit denjenigen der Literatur, muss festgehalten werden, dass die übliche Einteilung in Wiesen- und Waldmücken nicht immer zur Charakterisierung taugt. Das hängt wohl damit zusammen, dass die schweizerische Landschaft im allgemeinen sehr stark vom Menschen verändert und kultiviert wurde; m.a.W. eine Waldmücke findet kaum einen alljährlich überschwemmten oder sonst sumpfigen Wald für ihre Eiablage. So werden gewisse Arten in teils untypische Biotope verdrängt, welche häufig in Litoralzonen von Seen oder von zufällig durch starke Schneeschmelzen überschwemmten Wiesen bestehen. Die häufigen und manchmal ungewöhnlichen Vergesellschaftungen deuten in dieselbe Richtung, indem offenbar verschiedene Arten zusammengedrängt werden. Leider fehlen bei fast allen alten Arbeiten Biotopbeschreibungen, sodass keine allfälligen Verschiebungen in der Wahl der Brutgewässer vor 1965 festgestellt werden konnten.

RÉSUMÉ

Plusieurs collections de moustiques ont été faites en Suisse entre 1966-1971. Le matériel a été pris au laboratoire pour terminer le développement des larves, et les adultes obtenus ont été déterminés. En plus, les travaux précédents traitant de la faune des moustiques en Suisse, ont été revus. La distribution des moustiques a été représentée pour ce pays. Tous les genres et les espèces ont été nommés selon la taxonomie actuelle d'après STONE *et al.* (1959), STONE (1970).

Jusqu'à aujourd'hui on a signalé 31 espèces (tab. 1, fig. 1-9). GALLI-VALERIO (1907-1938) faisait les premières recherches et rapportait les 14 espèces suivantes:

Anopheles claviger, *A. maculipennis* s. lat., *A. plumbeus*; *Mansonia richiardii*; *Aedes cantans*, *A. communis*, *A. pullatus*, *A. geniculatus*, *A. vexans*, *A. cinereus*; *Culiseta annulata*, *C. longiareolata*; *Culex hortensis*, *C. pipiens*. En 1926, BANGERTER faisait rapport de deux espèces supplémentaires de Berne: *Aedes punctor* et *Culex territans*. REGAMEY (1927) a travaillé surtout avec les Anophèles dans le canton de Genève. BORRANI (1937) et GASCHEN (1940) ont divisé pour la première fois les *Anopheles maculipennis* s. lat. en 3 races, qu'on a mises aujourd'hui dans le rang d'espèces: *A. maculipennis* s. str., *A. melanoon*, *A. messeae*. Un plus grand nombre d'informations sur ce groupe a été obtenu par BÜTTIKER (1948). Finalement, la détermination de 13 nouvelles espèces a été réalisée: *Aedes annulipes*, *A. dorsalis*, *A. excrucians*, *A. flavescens*, *A. intrudens*, *A. refiki*, *A. riparius*, *A. sticticus*; *Culiseta alaskaensis*, *C. glaphyroptera*, *C. fumipennis*, *C. morsitans*; *Culex torrentium*.

Cette liste n'est pas complète, mais le nombre des espèces est comparable à celui d'autres pays européens: 44 espèces sont connues en Allemagne (MOHRIG, 1969), 37 en Slovaquie (TRPIS, 1965), 35 de la région fennoscandienne (NATVIG, 1948) et 29 en Grande-Bretagne (MARSHALL, 1938).

Sur la base des informations disponibles on a représenté la relation entre les espèces trouvées et l'altitude (tab. 1, fig. 10). Ainsi, on peut capturer des moustiques entre 200 m et la région alpine, soit environ 2600 m. Mais on constate que plus de 80% de toutes les récoltes ont été faites au-dessous de 600 m, et 32% se trouvent entre 400-500 m. C'est dans la plaine qu'on trouve la majorité des espèces; peu d'espèces se trouvent dans des régions plus élevées (*A. punctor*, *A. geniculatus*, *C. pipiens*, *A. claviger*, *A. maculipennis*); *A. pullatus* et *A. intrudens*, espèces typiques boréo-alpines, n'ont jamais été trouvées au-dessous de 1450 m.

Malheureusement, dans la littérature précédente la description des biotopes fait défaut. Le matériel collectionné récemment ne permet pas une séparation des moustiques forestiers et champêtres comme PEUS (1950) et MOHRIG (1969) l'ont faite pour l'Allemagne. On peut admettre l'explication suivante: étant donné la densité des cultures en Suisse, les endroits convenables où les femelles gravides peuvent déposer leurs œufs sont relativement rares. Cette hypothèse semble être confirmée par l'observation montrant des associations denses de différentes espèces dans le même gîte.

SUMMARY

Between 1966 and 1971 several collections of mosquitos (*Culicidae*) were made in different parts of Switzerland. In most cases larval material was collected and taken to the laboratory to complete development; the emerging adults were determined.

Together with this work previous papers available dealing with Swiss mosquito fauna are revised and the actual knowledge on the distribution of mosquitos in this country is represented in this report. All species and generic names have been adapted to the present status of taxonomy (STONE *et al.*, 1959; STONE, 1970).

Until now, 31 valid species have been listed and mapped for Switzerland (tab. 1, fig. 1-9). The first investigations were carried out during 1907-1938 by GALLI-VALERIO reporting the following 14 species: *Anopheles claviger*, *A. maculipennis* s. lat., *A. plumbeus*; *Mansonia richiardii*; *Aedes cantans*, *A. communis*, *A. pullatus*, *A. geniculatus*, *A. vexans*, *A. cinereus*; *Culiseta annulata*, *C. longiareolata*; *Culex hortensis*, *C. pipiens*. In 1926 BANGERTER reported 2 additional ones from Bern: *Aedes punctor*, and *Culex territans*. BORRANI (1937) and GASCHEN (1940) for the first time divided the so-called *Anopheles maculipennis* s. lat. into 3 races which nowadays are in the rank of species: *Anopheles maculipennis* s. str., *A. melanoon*, *A. messeae*. BÜTTIKER (1948) continued on this problem and added more information on the *maculipennis*-group. Finally it has been possible to detect 13 additional species: *Aedes annulipes*, *A. dorsalis*, *A. excrucians*, *A. flavescens*, *A. intrudens*, *A. refiki*, *A. riparius*, *A. sticticus*; *Culiseta alaskaensis*, *C. glaphyoptera*, *C. fumipennis*, *C. morsitans*; *Culex torrentium*. This list is not comprehensive and further surveys are planned; but the number of species is comparable with other European countries: 44 species are known from Germany (MOHRIG, 1969), 37 from Slovakia (TRPIS, 1965), 35 from the Fennoscandian Region (NATVIG, 1948) and 29 from Britain (MARSHALL, 1938).

All the collection dates available have been evaluated in connection with their altitude (tab. 1, fig. 10). Mosquitos are occurring from 200 m to the alpine regions of around 2600 m. 80% of all the collections are found below 600 m, but 32% derive from 400-500 m. Thus, the majority of species is to be found in the lowland; a few (*A. punctor*, *A. geniculatus*, *C. pipiens*, *A. claviger*, *A. maculipennis*) reach higher regions. *A. pullatus* and *A. intrudens* were never found below 1450 m, being typical boreo-alpine species. Unfortunately, in previous literature the descriptions of biotopes are missing. The material collected recently does not allow to separate the so-called forest mosquitos from the ones of the open country as it was done by PEUS (1950) and MOHRIG (1969) for Germany. The following explanation could be possible: due to the Swiss landscape which is cultivated to an enormous extent, the suitable breeding places for ovipositing females are relatively short. This idea seems supported by the observations of partly dense and unusual associations of different species within the same pools.

Art	200 300	301 400	401 500	501 600	601 700	701 800	801 900	901 1000	1001 1100	1101 1200	1201 1300	1301 1400	1401 1500	1501 2000	2001 2600	Bereich der Art
1. <i>A. claviger</i>	15	27	51	11	4	7	2	6	2	3			1			200—1460
2. <i>A. maculipennis</i> s. str.	6	6	10	5												200—600
3. <i>A. melanoon</i>	2	9	10	1												200—520
4. <i>A. messeae</i>	2	7	10	5	1		1									260—530
5. <i>A. plumbeus</i>	2	4	3	1												280—900
6. <i>M. richiardi</i>		1														
7. <i>A. (O.) annulipes</i>			10	2												405—535
8. <i>A. (O.) cantans</i>	1		4	2												250—540
9. <i>A. (O.) communis</i>	2	1	2	2						1	2					210—1400
10. <i>A. (O.) dorsalis</i>	1		4	3												405—540
11. <i>A. (O.) excrucians</i>				1												
12. <i>A. (O.) flavescens</i>																
13. <i>A. (O.) intrudens</i>																
14. <i>A. (O.) pullatus</i>			4	3					1				1	1	1	1890—2270
15. <i>A. (O.) punctor</i>														5	10	1465—2600
16. <i>A. (O.) refiki</i>			2	2											1	420—2280
17. <i>A. (O.) riparius</i>	1															
18. <i>A. (O.) sticticus</i>																
19. <i>A. (F.) geniculatus</i>	3	5	14	2	1		1							1		250—1700
20. <i>A. (A.) vexans</i>	2	2	4		1	1										250—720
21. <i>A. (A.) cinereus</i>	2	2	9	4	1											380—620
22. <i>C. (C.) alaskaensis</i>			1		1	1										430—720
23. <i>C. (C.) annulata</i>	6	4	6	1	1	1										240—720
24. <i>C. (C.) glaphyoptera</i>																
25. <i>C. (C.) fumipennis</i>			3	1												
26. <i>C. (C.) morsitans</i>				3			1	2	1							420—540
27. <i>C. (C.) longiareolata</i>																900—1080
28. <i>C. (N.) hortensis</i>	1			1						1						
29. <i>C. (N.) territans</i>				6												
30. <i>C. (C.) pipiens</i>	18	11	5		1	2	1	2	2		1				1	260—2090
31. <i>C. (C.) torrentium</i>	2	2	1													250—410
Summe	64	81	153	58	12	12	6	10	6	4	1	3	2	7	13	200—2600
Prozent aller Funde	15	19	35	13	3	3	1.5	2	1.5	1	0.2	0.7	0.5	1.6	3	100

E. LITERATURVERZEICHNIS

- BANGERTER, H. 1926. Culicidae von Bern. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 13: 473-475.
- BORRANI, E. 1937. Osservazioni e ricerche sulla distribuzione dei culicidi e soprattutto delle anofelini del Cantone Ticino in relazione con gli antichi focolai malarici. *Diss. Lausanne*, 44 pp.
- BÜTTIKER, W. 1948. Beitrag zur Kenntnis der Biologie und Verbreitung einiger Stechmückenarten in der Schweiz. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 21: 1-148.
- EDWARDS, F. W. 1921. A revision of the mosquitos of the palaearctic region. *Bull. ent. Res.* 7: 263-351.
- FISCHER, L. und E. SCHUPP. 1956. Untersuchungen über die Anophelen des Bodenseegebietes. *Z. Tropenmed. Parasit.* 7: 1-14.
- GALLI-VALERIO, B. und J. ROCHAZ DE JONGH. 1907. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 43: 468-477.
- GALLI-VALERIO, B. und J. ROCHAZ DE JONGH. 1908. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 46: 130-134.
- GALLI-VALERIO, B. und J. ROCHAZ DE JONGH. 1909. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 49: 553-558.
- GALLI-VALERIO, B. und J. ROCHAZ DE JONGH. 1910. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 54: 21-27.
- GALLI-VALERIO, B. und J. ROCHAZ DE JONGH. 1911. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 58: 125-129.
- GALLI-VALERIO, B. und J. ROCHAZ DE JONGH. 1912. Beobachtungen über Culiciden und Mitteilung über das Vorkommen von *Phlebotomus papatasi* Scop. im Kanton Waadt (Schweiz). *ZentBl. Bakt.* 63: 222-227.
- GALLI-VALERIO, B. und J. ROCHAZ DE JONGH. 1913. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 67: 472-478.
- GALLI-VALERIO, B. und J. ROCHAZ DE JONGH. 1914. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 72: 529-531.
- GALLI-VALERIO, B. 1915. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 76: 260-261.
- GALLI-VALERIO, B. 1916. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 78: 90-96.
- GALLI-VALERIO, B. 1917a. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 79: 139-143.
- GALLI-VALERIO, B. 1917b. La distribution géographique des Anophélines en Suisse au point de vue du danger de formation de foyers de malaria. *Bull. schweiz. Gesundheitsamt.* 39: 440-448, 40: 453-458.
- GALLI-VALERIO, B. 1921. Beobachtungen über Culiciden. *ZentBl. Bakt.* 86: 31-33.
- GALLI-VALERIO, B. 1922. Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden und Simuliden. *ZentBl. Bakt.* 87: 557-560.
- GALLI-VALERIO, B. 1923. Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden und Simuliden. *ZentBl. Bakt.* 90: 38-40.

- GALLI-VALERIO, B. 1924. Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden und Simuliden. *ZentBl. Bakt.* 92: 101-104.
- GALLI-VALERIO, B. 1925. Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden, Simuliden, Chironomiden. *ZentBl. Bakt.* 94: 309-313.
- GALLI-VALERIO, B. 1926. Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden, Simuliden und Chironomiden. *ZentBl. Bakt.* 98: 97-99.
- GALLI-VALERIO, B. 1927. Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden und Simuliden. *ZentBl. Bakt.* 102: 224-226.
- GALLI-VALERIO, B. 1929. Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden, Simuliden, Chironomiden. *ZentBl. Bakt.* 110: 100-101.
- GALLI-VALERIO, B. 1930. Observations sur les Culicidés, les Tabanidés, les Simulidés et les Chironomidés. *ZentBl. Bakt.* 116: 220-224.
- GALLI-VALERIO, B. 1932. Observations sur les Culicidés, les Tabanidés et les Simulidés. *ZentBl. Bakt.* 123: 485-490.
- GALLI-VALERIO, B. 1934. Observations sur les Culicidés, les Tabanidés et les Simulidés. *ZentBl. Bakt.* 131: 487-490.
- GALLI-VALERIO, B. 1936. Observations sur les Culicidés, les Tabanidés et les Simulidés. *ZentBl. Bakt.* 137: 91-95.
- GALLI-VALERIO, B. 1938. Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden und Simuliden. *ZentBl. Bakt.* 141: 198-201.
- GASCHEN, H. 1940. Contribution à l'étude des anophèles en Suisse. *Mém. Soc. vaud. Sci. nat.* 6: 279-306.
- GEIGY, R. 1945. Malaria in der Schweiz. *Acta trop.* 2: 1-16.
- GILOT, B. 1968. Présence d'*Aedes refiki* Medschid, 1928, dans la région grenobloise. *Bull. Soc. ent. Fr.* 73: 169-173.
- GILOT, B. 1969. Répartition altitudinale des moustiques (Dipt. Culicidae): exemple du Dauphiné du Nord (Alpes françaises). *Cah. Off. Rech. Sci. Tech. Outre-Mer. Sér. Ent. méd. Parasit.* 7: 213-233.
- MARSHALL, J. F. 1938. The British mosquitoes. *London*, 341 pp.
- MARTINI, E. 1931. Culicidae. In: Lindner. Die Fliegen der paläarktischen Region. *Stuttgart*, 398 pp.
- MOHRIG, W. 1969. Die Culiciden Deutschlands. Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie der einheimischen Stechmücken. *Parasit. Schr. Reihe* 18, 260 pp.
- NATVIG, L. R. 1948. Contribution to the knowledge of the Danish and Fennoscandian mosquitoes: Culicini. *Norsk ent. Tidsskr.* Suppl. I, 567 pp.
- PEUS, F. 1950. Stechmücken. *Neue Brehm-Bücherei.* 80 pp.
- REGAMEY, G. 1927. Etudes relatives à la malaria. La distribution des Anophèles dans le canton de Genève en relation avec les anciens foyers de malaria. *Thèse Lausanne*, 108 pp.
- SENEVET, G. et L. ANDARELLI. 1959. Les moustiques de l'Afrique du Nord et du Bassin Méditerranéen. *Encycl. ent. Sér. A*, 37, 383 pp.
- SERVICE, M. W. 1968. The taxonomy and biology of two sympatric sibling species of *Culex*, *C. pipiens* and *C. torrentium*. *J. Zool., Lond.* 156: 313-323.
- SERVICE, M. W. 1969. Observations on adults of *Aedes dorsalis* (Meig.) (Dipt. Culicidae). *Entomologist's Mon. Mag.* 105: 210-211.
- STONE, A. 1970. A synoptic catalog of the mosquitoes of the world. Supplement IV. *Proc. ent. Soc. Wash.* 72: 137-171.

- STONE, A., K. L. KNIGHT and H. STARCKE. 1959. A synoptic catalog of the mosquitoes of the world. *Thomas Say Foundation* 6, 358 pp.
- TRPIS, M. 1965a. Typologie der Biotope in der Ostslowakei gemäss der Gesellschaften von Larven und Imagines der Stechmücken. *Ent. Problémy* 5: 19-69.
- TRPIS, M. 1965b. Verbreitung der Stechmücken (Diptera, Culicidae) in der Ostslowakei. *Ent. Problémy* 5: 71-100.
- VOGEL, R. 1933. Zur Kenntnis der Stechmücken Württembergs. II. Teil. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.* 89: 175-186.
- WESENBERG-LUND, C. 1921. Contributions to the biology of the Danish Culicidae. *Kopenhagen*, 210 pp.

Adresse des Auteurs:

Department of Entomology
University of Georgia
Athens — Georgia 30601
U.S.A.

Biologie et Cytologie de cinq espèces du genre *Lonchoptera* Meig. (Dipt.) dont l'une est parthénogénétique et les autres bissexuées, avec quelques remarques d'ordre taxonomique

par

François BAUD *

Avec 1 planche, 46 figures et 2 tables.

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION	474
II. APERÇU SYSTÉMATIQUE	
a. Position systématique de la famille	475
b. Lieux de capture et espèces trouvées	476
c. Variations morphologiques interspécifiques	479
III. CONSIDÉRATIONS ÉCOLOGIQUES	
A. <i>Sur le terrain</i>	
a. Techniques de chasse	487
b. Variation de densité de population	488
c. Proportion des mâles dans les trois espèces bissexuées	491
B. <i>En laboratoire</i>	
a. Technique d'élevage	494
b. Cas de <i>L. tristis</i> et <i>L. fallax</i>	495

* Institut de Biologie Animale, Université de Lausanne.

c. Cas de <i>L. lutea</i> et <i>L. furcata</i>	496
d. Proportion des mâles chez <i>L. lutea</i>	502
IV. CYTOLOGIE	
a. La formule chromosomique des Lonchopteridae	504
b. La restauration du nombre chromosomique de <i>L. furcata</i>	505
V. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	508
RÉSUMÉS	509
BIBLIOGRAPHIE	513

I. INTRODUCTION

La famille des Lonchopteridae, Diptères de petite taille dont l'unique genre *Lonchoptera* est largement répandu, a été mentionnée par MEIGEN en 1800 déjà sous le nom de Musidoridae. C'est en 1803 que cet auteur désigne ce groupe sous son nom actuel et c'est en 1960 que la Commission Internationale de Nomenclature statue définitivement pour le terme de « Lonchopteridae » (MELVILLE, 1960).

Parmi les travaux relativement peu nombreux qui ont été publiés sur la systématique de cette famille, nous constatons que tous s'accordent à remarquer que deux des espèces les plus fréquemment observées offrent la particularité remarquable de n'être représentées que par des femelles, les mâles n'étant pas connus ou pour le moins fort rares.

En 1906 déjà, DE MEIJERE ne capturait qu'un seul mâle de *Lonchoptera furcata* Fallén, l'une de ces deux formes, et constatait que le réceptacle séminale des femelles, d'aspect beaucoup plus rudimentaire que chez les autres espèces, ne contenait jamais de spermatozoïdes. Il en déduisit que les mâles ne devaient jouer aucun rôle dans la reproduction de cette mouche et qu'il s'agissait en toute probabilité d'un cas de parthénogenèse thélytoque. VANDEL, en 1938, se basant sur les résultats de ses chasses en France, émit l'hypothèse que l'on était en présence d'un cas de parthénogenèse géographique, en s'appuyant sur le fait que pour 17 mâles connus à l'époque de toutes les parties du monde, 13 provenaient de la région circumpacifique alors que trois seulement étaient d'origine européenne.

Aux Etats-Unis une seconde forme parthénogénétique a été décrite par CURRAN en 1934; il s'agit de *Lonchoptera dubia*, espèce jumelle de *L. furcata*, actuellement considérée comme synonyme de celle-ci par certains auteurs (D. E. HARDY, 1952 et B. R. STUCKENBERG, 1963). Si en 1954 H. D. STALKER découvrit l'existence de chromosomes polytènes dans les cellules nourricières des ovaires de *L. dubia*, c'est en 1956 qu'il étudia le problème de sa reproduction par parthénogenèse. Il remarqua cependant que son étude était incomplète, vu les difficultés rencontrées pour récolter suffisamment d'œufs fraîchement pondus.

L'un des problèmes de la parthénogenèse thélytoque étant celui de la régulation du nombre chromosomique, il nous est apparu que *L. furcata*, cas encore non résolu, pouvait avoir un certain intérêt, d'autant plus qu'une forme bissexuée, *L. lutea* Panzer, tout aussi fréquente et vivant dans les mêmes régions, pouvait être utilisée comme espèce de comparaison.

Dès lors la réalisation d'un élevage s'avéra pour nous de première importance si nous voulions obtenir assez de matériel pour notre travail. Cependant à l'exception de GUÉNIN et STOCKER (1961) qui réussirent un élevage de *L. lutea*, espèce bissexuée, et tentèrent avec un certain succès celui de *L. furcata*, aucune donnée précise sur la biologie des Lonchopteridae ne se trouve dans la littérature. Nous avons donc dû étudier ces Diptères sur le terrain avant de pouvoir les mettre en culture et d'avoir ainsi un apport régulier de matériel frais. C'est pourquoi il nous a semblé judicieux d'élargir notre sujet en le complétant. Outre des remarques d'ordre systématique, il nous a paru nécessaire d'y ajouter les observations faites lors de nos chasses, ainsi que les données obtenues par nos élevages en laboratoire.

C'est à l'Institut de Biologie animale de l'Université de Lausanne que nous avons pu accomplir ce travail, sous la bienveillante direction de M. le professeur H. A. Guénin que nous remercions ici pour ses encouragements et ses conseils. Notre reconnaissance s'adresse également à M. le professeur R. Matthey ainsi qu'à M^{me} M. Narbel, Privat-docent à l'Université, qui nous ont fait bénéficier de leur grande expérience.

Enfin nous nous garderons d'oublier ici nos préparateurs, nos camarades assistants à l'Institut et tous ceux qui d'une manière ou d'une autre ont rendu notre tâche plus aisée et nous ont permis de la mener à bien.

II. APERÇU SYSTÉMATIQUE

a. POSITION SYSTÉMATIQUE DE LA FAMILLE.

Les Lonchopteridae ne sont représentés que par un seul genre, *Lonchoptera*, lui-même divisé en 10 espèces en ce qui concerne la région paléarctique (CZERNY, 1934; ANDERSSON, 1966) et en 24 si l'on considère le monde entier (K. G. V. SMITH, 1969; RAPP et SNOW, 1945). La plupart de ces espèces sont réparties dans l'hémisphère nord. Si la position systématique de cette famille n'est plus discutée actuellement, il semble qu'elle fut longtemps incertaine.

En effet, ces petits Diptères possèdent de nombreux caractères morphologiques intermédiaires entre les Cyclorrhaphes et les Orthorrhaphes, ce qui a longtemps fait hésiter les auteurs quant à leur appartenance à l'un ou l'autre de ces deux groupes. L'étude des adultes ne permettant pas de se prononcer d'une manière catégorique, les systématiciens durent étudier les larves. En 1862 déjà, LUBBOCK découvrit pour la première fois sur du bois mort une larve qu'il décrivit

et qui donna naissance à une *Lonchoptera*, probablement *L. lutea*. De ses observations, il déduit: « I may, however, be permitted to suggest that the true position of *Lonchoptera* is among the Nothacantha, not very far perhaps from *Sargus* ».

Il faut attendre jusqu'en 1901 pour que de MEIJERE en fit une étude plus complète en comparant quelques larves de Lonchopteridae avec celles d'autres familles appartenant aux deux grands groupes de Diptères Brachycères. Dans ses conclusions il estime que les Lonchopteridae présentent une intéressante forme intermédiaire entre les Orthorrhaphes et les Cyclorrhaphes, plus proche de ces derniers, ce qui en fait selon lui la première famille du groupe.

B. DE VOS-DE WILDE, en 1935, reprend le travail de DE MEIJERE et le complète en précisant que pour la larve de *L. lutea* Panz., « bien qu'elle possède encore des appendices buccaux d'une forme plus primitive que la majorité des larves de Diptères Cyclorrhaphes, elle conserve durant toute sa vie une communication entre l'embouchure du sac frontal et le pharynx, à leur extrémité antérieure, ce qui est un fait en faveur de la position systématique de cette mouche entre les Orthorrhaphes et les Cyclorrhaphes: les premiers n'ayant jamais de sac frontal tandis que les derniers en sont à un stade plus avancé ».

Or déjà MEIGEN en 1803 et OSTEN-SACKEN en 1896 avaient remarqué la position intermédiaire de cette famille. En 1824, le premier place les Lonchopteridae parmi les Orthorrhaphes de même que LUNDBECK (1916), LINDNER (1934) et ENDERLEIN (1936). Cependant DE MEIJERE, tout en précisant la position intermédiaire de cette famille comme nous venons de le voir, ainsi qu'une quantité d'autres auteurs dont, parmi les plus récents DUDA (1927), COLLIN (1938) et K. G. V. SMITH (1969), les rattachent aux Diptères Cyclorrhaphes comme première famille des Achizes.

b. LIEUX DE CAPTURE ET ESPÈCES TROUVÉES.

Les stations où nous avons chassé durant notre travail se situent toutes en Suisse romande, entre le lac Léman et le pied du Jura, c'est-à-dire à des altitudes s'échelonnant de 375 m (niveau du lac) à 800 m environ. Nous n'avons pas prospecté toute la région romande, notre but n'étant pas de procéder à une étude faunistique. Cependant aucun travail systématique sur la famille des Lonchopteridae n'ayant été réalisé pour notre pays, il nous a semblé qu'une simple énumération des espèces capturées était insuffisante et qu'il était intéressant de donner quelques précisions sur ce groupe.

Nous avons récolté, tout comme VANDEL pour la France en 1938, cinq espèces appartenant à cette famille (Planche I):

Lonchoptera furcata Fallén, 1923

Lonchoptera lutea Panzer, 1809

Lonchoptera fallax de Meijere, 1906

Lonchoptera tristis Meigen, 1824

Lonchoptera scutellata Stein, 1890, (un seul ♂)

Or les autres formes citées par CZERNY (1934), proviennent toutes de l'est ou du sud-est de l'Europe telles *L. nigrociliata* Duda, *L. pictipennis* Bezzi, *L. strobli* de Meijere, *L. stackelbergi* Czerny ou comme *L. kamtschatkana* Czerni, de l'Asie orientale. Il semble donc bien que les cinq espèces que nous avons capturées soient les seules que nous puissions rencontrer dans nos régions, quelques-unes des autres formes pouvant peut-être se trouver en Suisse orientale ou au Tessin. De plus, le musée de Bâle, qui renferme les plus importantes collections de Diptères de notre pays, ainsi que d'autres musées (Genève, Lausanne), d'ailleurs tous très pauvres en Lonchopteridae, ne possèdent pas de représentants de formes orientales capturés en Suisse.

Nous avons essayé de définir, comme STALKER (1956) à propos de *L. dubia* Curran, une association végétale caractérisant chacune de nos espèces. Or il s'avéra très vite qu'il nous était impossible de réaliser ce projet, car nous n'avons pu établir aucune liaison certaine entre nos mouches et l'existence d'un groupe de plantes précis. Par contre nous avons pu observer que la présence de ces insectes dépendait de deux facteurs importants: tout d'abord nous les trouvons toujours sur des terrains humides, à forte rosée et à proximité de l'eau, ensuite il s'est avéré qu'une litière organique de sous-bois de feuillus, montrant une forte activité des microorganismes et une riche végétation basse, est propice aux espèces sylvoles comme *L. fallax* et *L. tristis*.

Voyons maintenant d'une manière un peu plus précise les différentes formes capturées:

Lonchoptera furcata Fallén, 1923

Cette espèce très répandue est la plus petite de toutes. Les plus grands individus n'excèdent pas 2,5 à 3 mm de longueur. Sa coloration, très variable selon la température et l'humidité du terrain au moment de la mue imaginale a poussé certains auteurs à en faire une quantité de variétés, voire d'espèces.

La majorité des individus capturés avaient l'aspect suivant: thorax jaune paille avec une ligne brune médiane, abdomen jaune, légèrement plus foncé, possédant également une ligne centrale brunâtre. Nous la trouvons dans les zones découvertes, prairies humides et lisières, au bord des étangs ou des rivières lentes. Elle semble hiverner aussi à l'état adulte car nous en trouvons toute l'année et même parmi les hautes herbes émergeant des plaques de neige lorsque le soleil a un peu réchauffé l'atmosphère.

Nous n'avons jamais rencontré de mâles de cette espèce, en accord pour cela avec tous les auteurs remarquant leur extrême rareté.

(Localités: Lausanne, Pully, St-Sulpice VD., Gland, Cossonay, Blonay.)

Lonchoptera lutea Panzer, 1809

Cette forme semble prendre la succession de *L. furcata* sitôt que la prairie pénètre dans les sous-bois. En effet, si parfois en chassant dans les endroits découverts nous trouvons dans notre filet une *L. lutea* parmi les *furcata*, en lisière les deux espèces s'équilibrent et en forêt nous ne notons que la présence de *lutea*.

Nous avons aussi trouvé cette mouche en hiver, mais seulement à quelques occasions et lorsque la saison se montrait moins rigoureuse que d'habitude.

Plus grande que *furcata* car dépassant 3 mm chez le mâle et atteignant jusqu'à 3,7 mm pour les femelles, cette espèce nous montre le même aspect au point de vue de la forme et de la coloration, avec peut-être une tendance à être plus foncée.

(Localités: Lausanne, Pully, St-Sulpice VD., Gland, Cossonay, Moiry.)

Lonchoptera fallax de Meijere, 1906

Cette petite espèce (2,5 à 3 mm) volant de mai à septembre, est assez semblable à *L. furcata* mais a un aspect beaucoup plus fragile et sa coloration est très pâle, la ligne foncée du thorax est légèrement effacée et l'abdomen, jaune pâle également, peut être coloré par transparence selon le contenu stomacal. Elle se rencontre en sous-bois et également en lisière. Elle recherche cependant une plus forte humidité que les deux espèces précédentes, voisinant souvent avec *L. tristis*, il n'est pas rare de trouver ces 2 formes réunies dans le même filet après une chasse le long d'un ruisseau forestier.

(Localités: Pully, Vernand, Cossonay, Moiry.)

Lonchoptera tristis Meigen, 1824

La plus grande de toutes, atteignant et dépassant parfois 4 mm, le mâle étant légèrement plus petit, *L. tristis* est très foncée voire noire, le thorax présentant une légère pruinosité.

Cette espèce se rencontre le long des ruisseaux de forêt de feuillus (hêtres) à certaines périodes de l'année (juillet-août-septembre). Sa densité n'est jamais très grande et nous ne la trouvons que sur des parcours bien précis, bien que nous n'ayons jamais pu démontrer une liaison entre une association végétale quelconque et cette mouche.

(Localités: Pully, Vernand.)

Lonchoptera scutellata Stein, 1890

De la taille de *L. furcata* ou de *L. fallax*, et ne s'en différenciant à première vue que par son scutellum noir charbon, cette mouche semble assez rare et n'a été récoltée que par exemplaire isolé. A notre connaissance, seul DUDA (rapporté

par CZERNY, 1934) et VANDEL (1938) en ont rencontré exceptionnellement de fortes concentrations à deux endroits bien précis. Il semble que cette espèce soit inféodée aux saulaies. Nous n'en avons récolté qu'un exemplaire mâle.

(Localité: St-Sulpice VD.)

C. VARIATIONS MORPHOLOGIQUES INTERSPÉCIFIQUES.

Cas des mâles.

Comme nous l'avons dit, nous n'avons, et pour cause, jamais trouvé de mâles de *L. furcata*. Cependant durant plusieurs années on en a décrit quelques-uns que l'on pensait appartenir à cette espèce. En 1906, de MEIJERE présente un dessin de l'armature génitale de l'un d'entre eux, semblable à celui que donnera CZERNY en 1934. Or les descriptions de ces deux auteurs sont identiques à celle que proposent COLLIN (1938) et SMITH (1969), mais à propos d'une autre espèce ne provenant pas d'Europe continentale et connue seulement de Grande-Bretagne: *Lonchoptera meijerei* COLLIN (1938). Ces auteurs présentent pour *L. furcata* un dessin tout à fait différent et, tout en admettant la rareté des mâles, supposent qu'il en existe seulement en Grande-Bretagne. Cette hypothèse rejoindrait celle de VANDEL qui, en 1938, parlait pour cette espèce d'un cas de parthénogenèse géographique, si, en 1961, GUÉNIN et STOCKER n'avaient pas montré qu'il s'agissait en réalité d'un autre type de parthénogenèse.

Toutes les autres espèces que nous avons trouvées étant bissexuées, nous pouvons en décrire les mâles.

Chez *Lonchoptera lutea* l'hypopyge a une forme de coque fixée au 7^e segment abdominal et se rabattant sous le sternite de ce segment. Cette coquille est formée de l'épandrium, prolongé de deux lames bien séparées, plus larges que hautes et frangées de soies: les cerques. A l'intérieur nous trouvons les deux paires de gonapophyses: les proximales formant une pince symétrique dont la partie interne est bordée de 8 à 10 fortes soies dirigées vers l'apex, l'avant-dernière très forte et en forme de flamme et les gonapophyses distales, bifides, le doigt externe étant très court. Immédiatement au-dessus et en arrière de ces appendices se situe la plaque subanale dont le bord supérieur est largement échancré (fig. 1).

Les pièces copulatrices de *L. fallax* présentent l'aspect suivant: les cerques sont soudés sur une plus grande longueur que chez *L. lutea*, aussi hauts que larges, et portent de longues soies; gonapophyses proximales formant une pince frêle et ne possédant que 4 fortes soies, la dernière, sinueuse, à l'apex. Gonapophyses distales bilobées et repliées sur elles-mêmes en forme de cornet, la partie supérieure pointue, comportant une courte brosse. Pas de plaque subanale visible (fig. 2).

Pour *L. tristis* (fig. 3), les cerques qui sont soudés sur toute leur longueur, présentent un prolongement central obtus et portent sur les bords latéraux et la

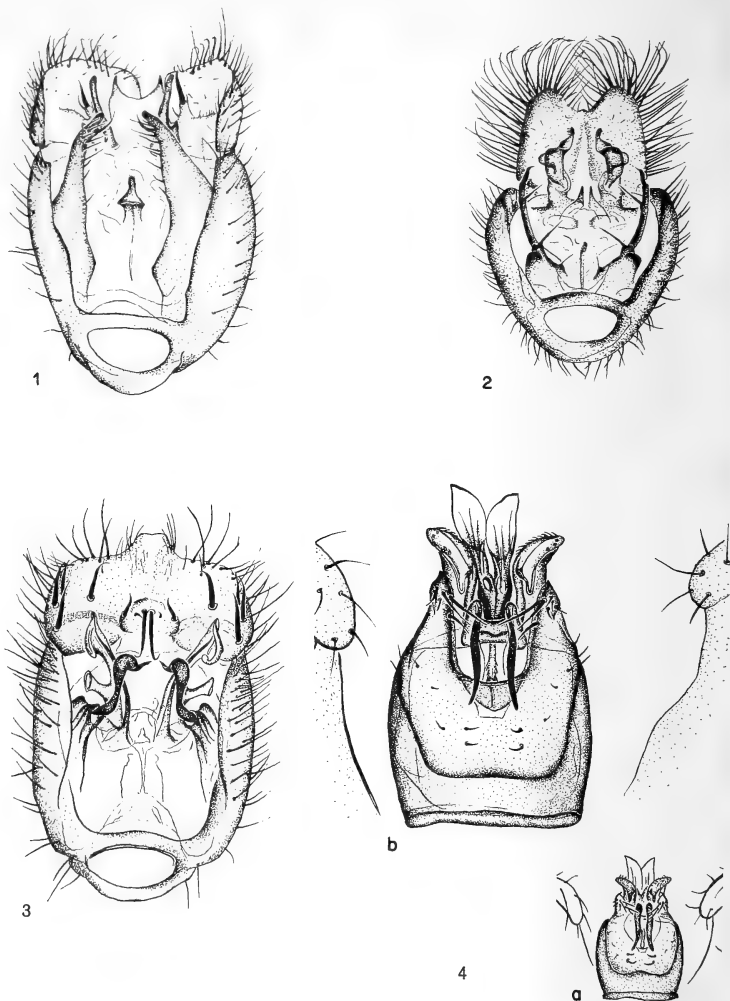


FIG. 1-4.

Lonchoptera, génitalia ♂ vue ventrale

1, *L. lutea*; 2, *L. fallax*; 3, *L. tristis*; 4, *L. scutellata*,
a, même échelle que 1-3; b, agrandie.

face interne 8 à 10 fortes soies symétriquement disposées. Plaque subanale presque effacée mais portant à sa base 4 soies symétriques également, deux très petites dirigées vers le haut et 2 vigoureuses se terminant par un crochet et dirigées vers la bas. Les gonapophyses distales sont semblables à celles de *L. fallax*, mais possèdent à leur partie médiane un lobe digitiforme. Les proximales ont l'allure de deux cous de cygnes se faisant face.

L'unique exemplaire récolté de *L. scutellata* s'écarte cependant beaucoup du schéma général. Les pièces copulatrices sont très petites et concentrées, de grandeur égale à la moitié environ de celle de *L. fallax*. L'épandrium, entouré par un prolongement latéral du 7^e segment abdominal, n'est plus une coquille enveloppant les autres pièces, mais a une forme cylindrique d'où émergent les appendices copulateurs. Les cerques, étant plus courts que les appendices, ne sont pas visibles de face (fig. 4). En ce qui concerne les gonapophyses, la description est un peu difficile à faire et nous préférons nous référer au dessin.

Cette rapide énumération nous montre bien que si les trois premières espèces décrites sont relativement proches taxonomiquement les unes des autres, la quatrième en diverge notablement. Une étude de la femelle de cette forme nous aurait été certainement d'une grande utilité, cependant le terrain où nous avons découvert cette mouche ayant été transformé, elle n'a jamais été retrouvée ailleurs, si bien que nous n'avions à notre disposition que le seul individu mâle.

Cas des femelles

L'étude de l'abdomen des femelles nous confirme dans ce que nous venons de voir. *Lutea*, *tristis* et *fallax* sont pratiquement identiques, nous montrant par là que les adultes de ces trois espèces sont relativement proches, alors que *furcata* nous présente une différence telle que nous pouvons la séparer du premier coup d'œil des trois autres (fig. 5 à 8).

En résumé, il nous semble intéressant de relever que les formes capturées dans les zones découvertes s'écartent assez nettement de celles que nous trouvons dans les sous-bois. En effet, si les mâles de *L. furcata* décrits par Collin (connus exclusivement de Grande-Bretagne comme nous l'avons remarqué) appartiennent bien à cette espèce, nous observons alors une grande homologie, tant par la taille que par la forme, entre les pièces copulatrices de ces derniers et celles des mâles de *L. scutellata*, ces deux mouches étant par contre manifestement différentes à ce point de vue du reste des représentantes de la famille capturées dans nos régions. Il semble donc qu'en nous basant sur ces critères, nous pouvons diviser cette famille en deux grands groupes, celui de « *lutea* », réunissant *lutea*, *fallax* et *tristis*, espèces vivant essentiellement dans les zones boisées et aux lisières de forêts, dont l'épandrium a l'apparence d'une cuillère dans laquelle nous trouvons les autres pièces, et celui de « *scutellata* » où les pièces copulatrices émergent d'un

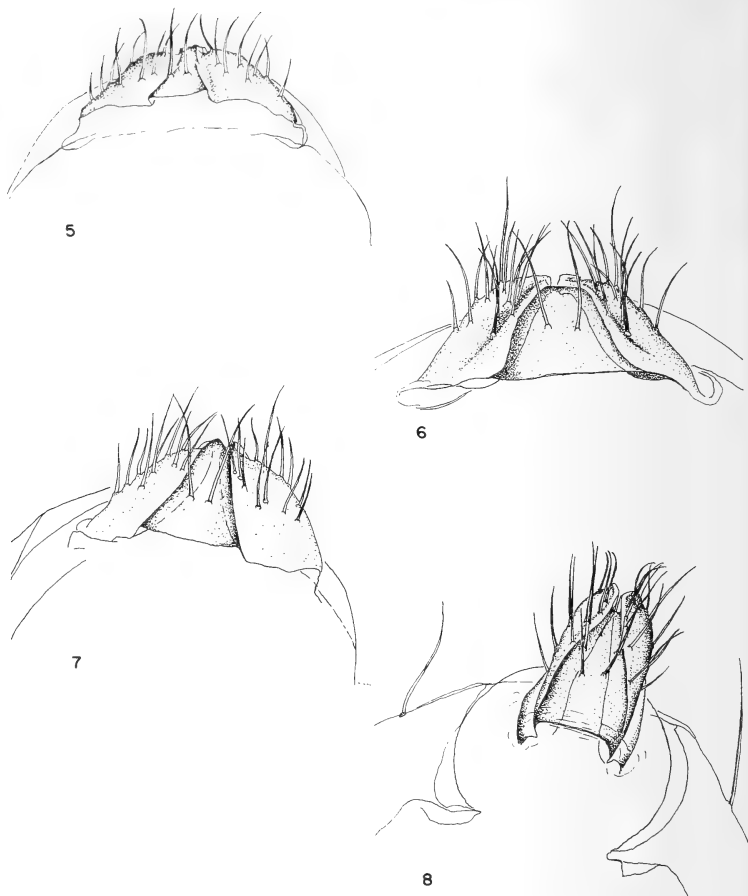


FIG. 5-8.

Lonchoptera, génitalia ♀ vue ventrale

5, *L. lutea* ; 6, *L. tristis* ; 7, *L. fallax* ; 8, *L. furcata*.

épandrium en forme de cylindre, aspect que nous retrouvons chez *L. meijerei* décrite par Collin, *furcata* et *scutellata*.

En dehors de l'hypopyge, caractéristique de chaque espèce, il existe chez les Lonchopteridae une formation anatomique particulière dont nous ignorons la fonction exacte et que seul CZERNY (1934) a observé: il constate que les mâles de cette famille possèdent sur les pattes antérieures, à la partie distale du deuxième segment du tarse et à la racine du troisième, respectivement 2 et 3 fortes soies, courtes et émoussées. Nous avons examiné tous les mâles capturés, et nous avons

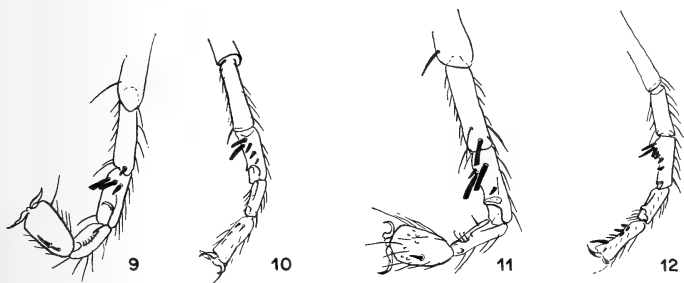


FIG. 9-12.

Lonchoptera, tarsi des pattes antérieures des ♂♂

9, *L. lutea*; 10, *L. fallax*; 11, *L. tristis*; 12, *L. scutellata*.

constaté que les exemplaires desséchés ou conservés dans l'alcool présentaient un léger enroulement des tarsi antérieurs. Au microscope nous n'avons eu aucune difficulté pour retrouver les soies décrites par CZERNY et nous avons constaté de plus que ces formations variaient d'une espèce à l'autre. Il s'agit de la présence d'une fossette longitudinale sur le troisième segment du tarse, bordée de quelques courtes soies fines et d'une fossette transversale sur la partie distale du deuxième segment, celle-ci étant surmontée selon l'espèce de 3 à 7 fortes soies mousses et courtes: parfois, comme chez *tristis*, il existe de fortes soies à la partie terminale du premier segment du tarse. Ces formations se trouvent sur la face interne du tarse, et pourraient ainsi permettre au mâle de mieux saisir la femelle lors de l'accouplement grâce à cette sorte de pince rudimentaire. Cette disposition nous permet donc d'avoir un second critère de détermination pour les mâles de Lonchopteridae (fig. 9 à 12).

Cas des larves

LUBBOCK (1862), de MEIJERE (1901 et 1906), WHITTEN (1956) ainsi que K. G. V. SMITH (1969) sont les seuls auteurs qui nous montrent des dessins de

larves de Lonchopteridae. Ces figures sont souvent schématiques et ne représentent en général que des exuvies du dernier stade de *L. lutea*. Il nous a été possible, grâce à nos élevages, de suivre le développement de quatre espèces et de dessiner les derniers stades larvaires de trois d'entre elles.

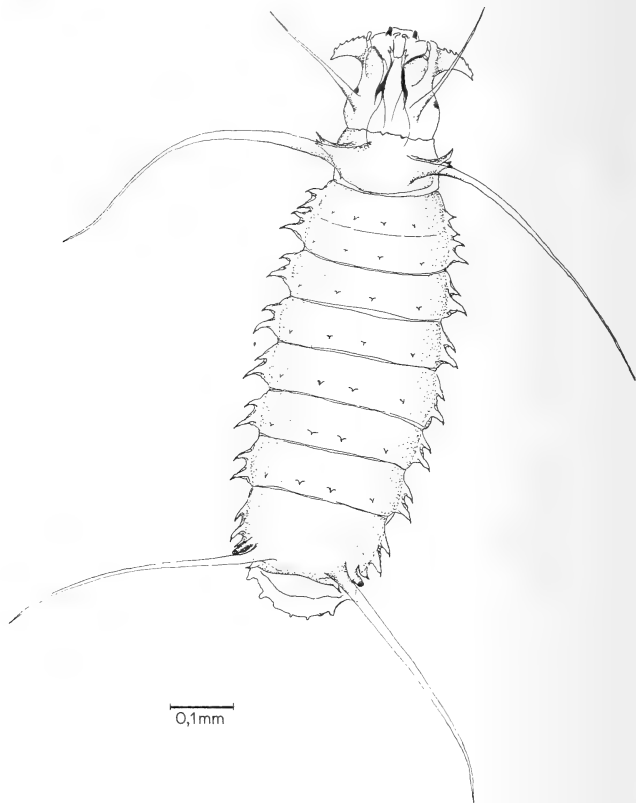


FIG. 13.
Larve de *L. tristis* au stade II.

Une remarque générale s'impose immédiatement lorsqu'on examine l'évolution des différents stades. Ce n'est qu'à partir du quatrième qu'une ornementation latérale segmentaire caractéristique des larves du groupe des Lonchopteridae apparaît. Auparavant celles-ci se ressemblent et présentent l'aspect de la figure 13

où *L. tristis* est au deuxième stade. A ce moment la seule différence marquée que l'on peut observer entre les espèces réside dans l'importance des deux paires de grandes épines que l'on trouve sur le mésothorax et le dernier segment abdominal.

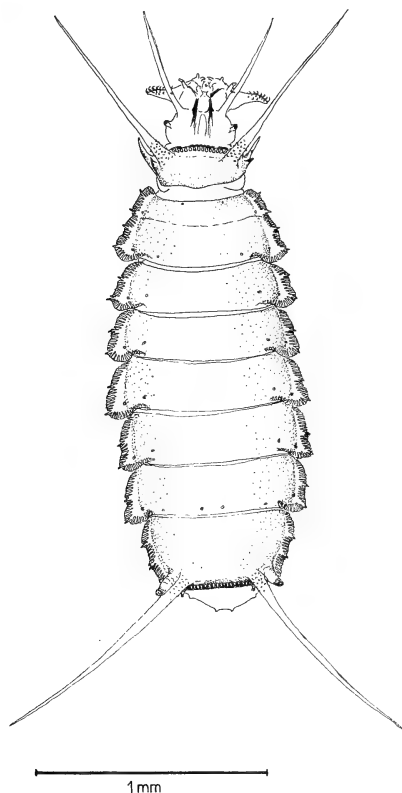


FIG. 14.

Larve de *L. fallax* au stade V.

Chez *L. tristis* ces longs prolongements souples mesurent plus de la moitié de la longueur du corps de la larve en position contractée alors que chez les autres formes elle n'atteignent pas cette taille. Cette particularité se conserve jusqu'au dernier stade, les épines anales dépassant la somme des 4 derniers segments abdo-

minaux; cependant nous n'avons pas pu en donner de dessin car les rares larves que nous avons pu conserver jusqu'à ce moment ont été attaquées par les moisissures.

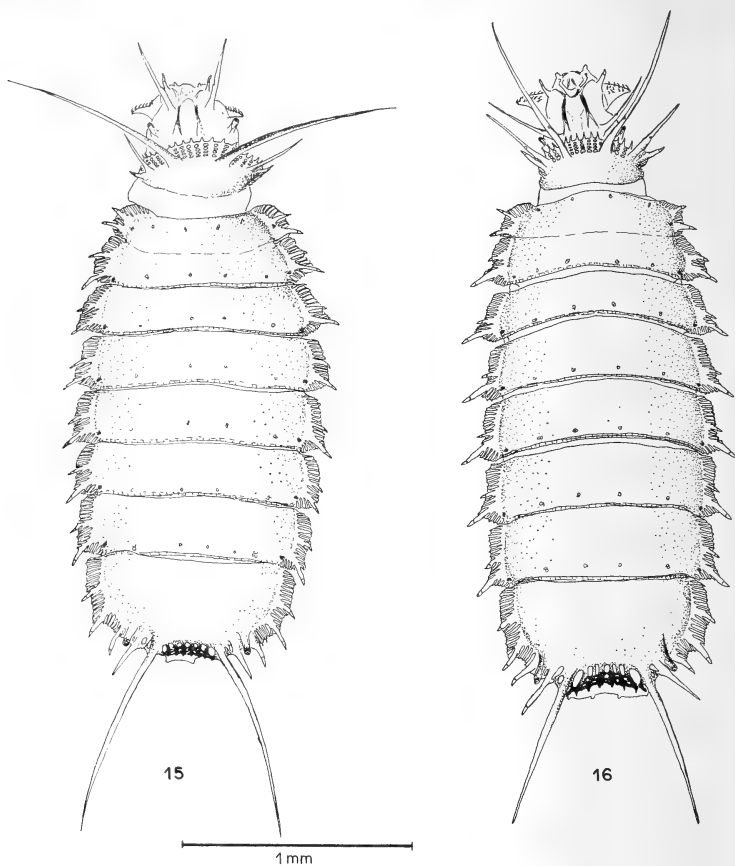


FIG. 15-16.

Larves de *L. lutea* (15) et *L. furcata* (16) au stade V.

Chez les trois espèces que nous avons pu élever jusqu'à la mue imaginale, l'homologie des caractères morphologiques externes est si grande qu'il est très difficile de les différencier. Toutes possèdent 3 paires de longues épines; la première,

et la plus petite, se situant à la limite antérieure du prothorax, la seconde étant sur le bord frontal du mésothorax et la troisième à la limite postérieure du dernier segment abdominal. Les épines postérieures varient de taille selon l'espèce considérée. Pour *L. fallax* (fig. 14), leur longueur atteint souvent la somme des 4 derniers segments et dépasse en tout cas celle des 3 derniers; chez *L. lutea* (fig. 15) cette mesure correspond aux 3 derniers segments au maximum et n'est jamais inférieure aux 2 derniers alors que pour *L. furcata* (fig. 16) elle n'excède jamais la somme des 2 derniers segments abdominaux. De plus les spiracles postérieurs de *L. fallax* sont immédiatement accolés aux 2 épines de la dernière paire alors que pour les deux autres espèces ils sont séparés de celles-ci par une épine de petite taille.

Entre chaque épine de la deuxième et de la troisième paire, nous trouvons respectivement une ornementation frontale et anale, caractéristique de chaque espèce. Chez *L. fallax* ces deux zones ne sont jamais dentées alors que pour *L. lutea* et *L. furcata* ces ornementations portent 6 à 8 dents, celles-ci étant beaucoup plus aiguës chez la seconde espèce, l'ornementation anale ne présentant la plupart du temps aucune pointe pour *L. lutea*.

Nous avons relaté plus haut que les larves des Lonchopteridae étaient caractérisées par l'aspect des bords latéraux de leurs segments dorsaux que nous appelons « ornementation segmentaire ». Cela consiste en une sorte de palmature régulière reliant de petites épines très proches les unes des autres, donnant aux plaques chitineuses dorsales l'aspect d'écailles. De cette palmature émergent deux épines de taille égale chez *L. fallax* et inégale en ce qui concerne les deux autres espèces, la plus longue étant postérieure et dirigée vers l'arrière.

Après une étude comparée des différents caractères morphologiques des larves de ces espèces, nous pouvons donc distinguer assez facilement *L. fallax* mais nous remarquons que *L. lutea* et *L. furcata* ne diffèrent que par des détails difficiles à évaluer. Le seul critère que nous pourrions considérer comme réellement efficace est celui des longueurs relatives des épines anales.

III. CONSIDÉRATIONS ÉCOLOGIQUES

A. SUR LE TERRAIN

a. TECHNIQUE DE CHASSE

Parmi tous les moyens utilisés jusqu'à maintenant pour la capture des insectes nous en avons choisi trois au début de notre travail afin de déterminer lequel était le plus rentable et le plus pratique.

A la suite des remarques de COLLIN (1938) qui dit avoir capturé ses mâles de *L. furcata* à la tombée de la nuit, nous avons fait un certain nombre d'essais

à l'aide du piège lumineux, permettant généralement de capturer de grandes quantités de papillons nocturnes. En dehors de l'encombrement d'un tel piège, nous avons déploré sa faible efficacité pour la capture de nos mouches. Après une nuit d'utilisation, nous n'avons jamais obtenu plus d'une dizaine d'exemplaires de *Lonchopteridae*. De plus, ces Diptères ne semblent guère se déplacer beaucoup, même de jour.

Le deuxième type de piège que nous avons utilisé est l'entonnoir placé au ras du sol. Son rendement s'avéra encore plus mauvais que le premier. Nous avons donc opté définitivement pour une méthode de piégeage plus active, celle du filet entomologique, qui nous permet de prospecter des surfaces que l'on peut délimiter sur le terrain et de capturer des animaux qui, du fait de leurs mœurs, ne volent guère à plus d'un mètre de distance et à plus de 40 cm au-dessus de la végétation. Cette technique s'avéra tout de suite excellente vu le nombre d'individus récoltés.

Nous chassons sur une surface d'environ 1 m sur 3 en fauchant systématiquement au ras du sol. Si nous nous trouvons au bord d'un ruisseau, lieu où nous capturons *L. tristis* et *L. fallax*, nous fauchons sur la berge et sur les îlots, et la distance parcourue pour chaque récolte est également de 3 m environ. Dans notre région il n'est pas rare de capturer ainsi dans les prairies humides, jusqu'à une quarantaine d'individus par « unité de chasse », et ceci en moins de cinq minutes. Le seul inconvénient du filet entomologique provient de son emploi sur de la végétation mouillée par la pluie et surtout par de fortes rosées. La plupart des insectes sont alors collés les uns contre les autres sur le tulle de la poche et il est très malaisé de les en déloger. De plus, dans de telles conditions, malgré la robustesse de nos mouches la mortalité est très forte.

La récolte des individus dans le filet se fait au moyen de tubes de verre de faible diamètre et d'une longueur de 20 cm, bouchés au moyen de coton. Ces Diptères sont facilement repérables du fait de la forme lancéolée de leurs ailes et leur « démarche » est caractéristique. Il suffit de les coiffer avec le tube ouvert à l'une de ses extrémités pour qu'ils continuent leur ascension à l'intérieur de ce dernier. Lorsqu'une dizaine d'individus sont ainsi capturés, nous rebouchons le tube et l'entreposons dans un cylindre de carton. Nous pouvons ainsi conserver nos prises vivantes durant plus de quatre heures, pour autant qu'elles soient à l'abri du soleil, ce qui nous donne largement le temps de les transporter au laboratoire pour les mettre en élevage.

b. VARIATIONS DE DENSITÉ DE POPULATION

De 1966 à 1969, nous avons chassé régulièrement à « l'Etang Bourget » près de Lausanne (bord du Lac Léman, à 4 km au S-O de cette ville). A cet endroit nous n'avons trouvé que deux espèces, *L. furcata* et *L. lutea*. C'est au Bois de Vernand (7 km N-O de Lausanne) que nous allions chercher les deux autres

formes *L. fallax* et *L. tristis*, car nous étions certains de les trouver à cet endroit durant la période de vol des adultes.

Comme nous l'avons déjà noté, *L. furcata* se rencontre toute l'année à l'état adulte, sa densité variant selon la saison, et surtout durant la journée en été. Dans le but de définir les conditions optimales de température pour nos élevages,

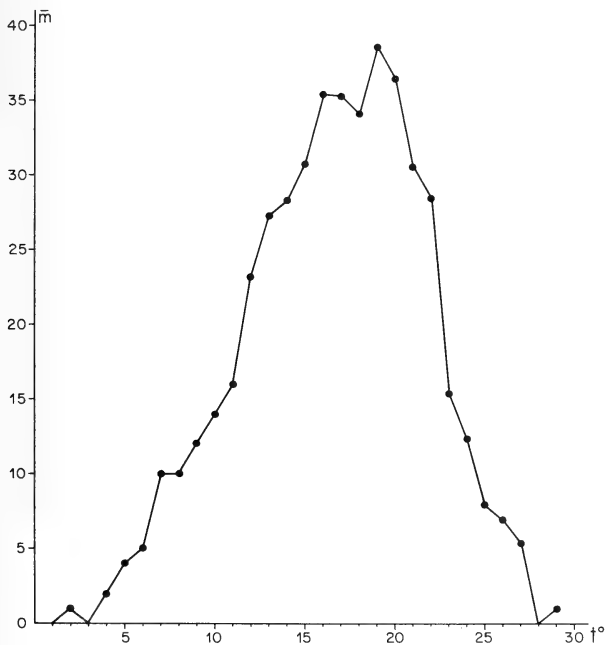


FIG. 17.

L. furcata : moyenne des captures sur une surface déterminée, selon la température.

nous avons mesuré celle-ci au niveau du sol lors de certaines de nos chasses. Le fauchage au filet entomologique permettant de couvrir une superficie mesurable, il était possible de se faire une idée assez exacte de la densité de la population sur une surface donnée par rapport à la chaleur du sol. Nous observons ainsi un maximum de captures pour des températures s'étalant entre 16 et 21 ° C et une diminution rapide du nombre d'individus actifs de part et d'autre de ces valeurs (fig. 17).

En effet lorsque le sol est gelé nous n'apercevons pas de *furcata*, par contre si quelques jours plus tard la température augmente au ras du sol, nous trouvons quelques individus vivants au même endroit. Ces Diptères, nous le constatons par l'état des ailes et des soies, sont des adultes âgés et non pas des imagos fraîchement écloses. Il paraît évident que la plus grande partie des *furcata* qui hibernent le font à un autre stade, probablement nymphal, car ces adultes, très peu nombreux, ne pondent que très rarement lorsque nous les mettons en élevage. D'ailleurs au laboratoire, où nous n'avons jamais remarqué de véritable diapause chez *furcata* et *lutea*, nos générations hivernales semblent garder des traces d'un tel phénomène : les adultes pondent plus tardivement, la durée du stade nymphal est également prolongée et surtout la mortalité larvaire (BAUD, 1970) augmente sensiblement chez ces deux espèces. Pour les deux autres formes qui ne se rencontrent pas du tout en hiver, les nymphes du mois d'octobre n'évoluent pas en élevage et restent dans cet état durant la mauvaise saison. Quelques tentatives nous ont montré qu'il paraissait très difficile de rompre cette diapause.

Lorsque la chaleur excède 25 ° au sol, le problème se pose tout à fait différemment en ce qui concerne la diminution rapide du nombre d'individus capturés en terrain découvert. C'est chez *L. furcata*, seule de nos espèces à vivre sur de telles prairies, que nous avons observé le phénomène suivant : en été, durant les après-midi de grande chaleur, sur des terrains normalement très propices à la chasse, nous étions incapables de capturer plus d'un à deux individus au maximum, et seulement au voisinage d'une surface d'eau. Cependant, en chassant directement dans les buissons bordant les prairies en lisière de forêt, nous arrivions à obtenir quelques individus supplémentaires, et en observant attentivement le sol entre les herbes nous pouvions découvrir que nos mouches étaient tout simplement inactives, posées au sol, dans la zone d'ombre. Le même jour, à la tombée de la nuit, nous pouvions par contre capturer de 20 à 30 individus par surface unité sur l'espace déserté durant la journée. Notons en passant que ces conditions devaient être idéales pour obtenir des mâles selon Collin ; hélas nous n'en avons pas trouvé. Nous constatons donc un déplacement de population vers la zone d'ombre aux heures chaudes, accompagné d'une sorte « d'estivation » (fig. 18), phénomènes n'existant pas pour les trois autres formes qui vivent en des endroits beaucoup plus abrités.

Chez *L. furcata* l'augmentation et la diminution du nombre de mouches capturées dépendant finalement directement de la température régnant au sol au moment de la chasse (le degré d'humidité pouvant dans certains cas — étang, ruisseau — compenser une température trop élevée), une étude de variation de population sur le terrain par rapport à d'autres critères s'avère irréalisable. En effet, le rapport entre le nombre d'individus capturés et le nombre d'individus que comporte la population varie sans cesse selon l'ensoleillement si bien qu'il nous a été impossible d'estimer sans risque d'une marge d'erreur énorme le niveau de nos

populations par saison car il aurait fallu un trop grand nombre de chasses par jour, ce qui nous était impossible à réaliser. Nous pouvons simplement dire sans beaucoup de risques de nous tromper que la variation de la densité de population durant l'année doit suivre une courbe ascendante de janvier à mai-juin, descendante de septembre à décembre, la période s'étendant entre juin et août correspondant à une densité haute et probablement stable.

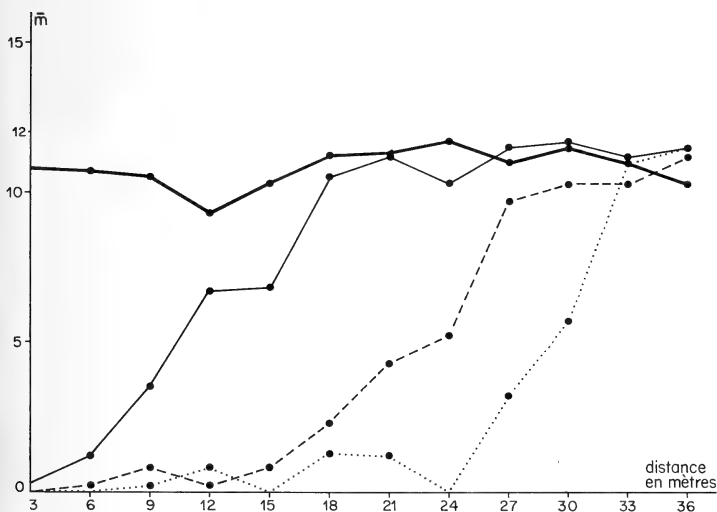


FIG. 18.

L. furcata : nombre de prises moyen sur un parcours fixe, la limite soleil-ombre se trouvant à 0 (—); 10 (- - -); 20 (- . - .); 30 (. . .) mètres du point de départ.

C. PROPORTION DES MÂLES DANS LES TROIS ESPÈCES BISSEXUÉES.

L. lutea Panz.

La plus répandue des espèces bissexuées est sans conteste *L. lutea* que nous avons voulu élever conjointement à *L. furcata*. Les premières captures de l'année n'apparaissent guère avant fin février, parfois même pas avant avril, et les dernières vers mi-novembre. Ces dates varient d'ailleurs selon la clémence de la saison.

Le nombre d'individus capturés lors des sondages est assez variable, il dépend du lieu de chasse, certains terrains ayant une densité de population plus forte

que d'autres. Cependant nous n'avons pas pu mettre en évidence pour une surface précise une variation saisonnière significative au point de vue statistique du nombre de mouches capturées, celui-ci restant à peu près constant dès l'apparition de l'espèce au printemps.

TABLEAU A

L. Lutea: proportion des mâles capturés chaque mois durant 2 ans.

Mois	Nb. ind. total	♂	♀	Prop. des ♂ dans la population	Int. de confiance
J	(4)	—	(4)	—	—
F	33	13	20	0,394	0,220-0,568
M	131	63	68	0,481	0,395-0,567
A	203	88	115	0,433	0,363-0,503
M	406	196	210	0,483	0,434-0,532
J	413	201	212	0,487	0,438-0,536
J	459	184	275	0,401	0,355-0,447
A	319	104	215	0,326	0,271-0,381
S	(5)	(1)	(4)	(0,2)	—
O	23	11	12	0,478	0,270-0,686
N	(5)	(2)	(3)	(0,4)	—
D	(3)	—	(3)	—	—
Total . . .	1987	860	1127	0,435	0,413-0,457

Le tableau A et la figure 19 nous donnent les résultats des captures pendant deux ans selon les mois de l'année. VANDEL, en 1938, avait déjà récolté lors de ses chasses légèrement plus de femelles que de mâles. En ce qui nous concerne, sur 1987 individus capturés, nous avons obtenu 860 mâles et 1127 femelles, ce qui nous donne une proportion de 43,5% de mâles (intervalle de confiance 41,3% à 45,7%).

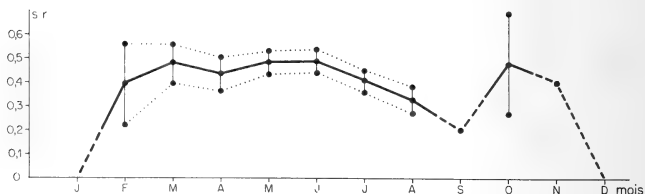


FIG. 19.

L. lutea: variation de la sex ratio (résultats groupés sur 2 ans);
les intervalles de confiance sont reportés sur le graphique. (voir tableau A.)

Le calcul de la distribution de « t » de Student nous indique que cette proportion de mâles se situe avec une probabilité de 98 % entre 0,5 et 0,370 durant l'année, ce qui nous montre une spanandrie marquée.

Le test du χ^2 appliqué à nos résultats nous révèle que les valeurs obtenues en avril, juillet et août présentent un déséquilibre significatif en faveur des femelles. De plus durant toute l'année ces dernières prédominent d'une manière statistiquement significative (56,5 %). Durant deux ans nous avons été absent au mois de septembre et la troisième année nous n'avons obtenu que fort peu d'individus si bien que les résultats de cette période ont été volontairement supprimés de nos calculs. Les mois de novembre, décembre et janvier ont également été laissés de côté, car le nombre d'individus capturés est trop faible. Cependant, dans l'intention d'examiner une éventuelle variation saisonnière de l'équilibre des sexes, nous avons conservé ces valeurs pour le tableau B. En groupant les mois par trois à partir de mars nous avons à peu de chose près une division grossière de l'année en saisons. Nous observons ainsi, bien entendu, la même déviation de la sex ratio au détriment des mâles, mais nous remarquons que nous avons une fluctuation du rapport des sexes qui, du printemps où ce rapport est proche de l'équilibre (46,8 %), diminue pour être à peu près stationnaire en été et en automne (41 à 42 %) et chute brusquement durant l'hiver au niveau de 30 % environ, encore que les mâles de cette saison aient été capturés au mois de novembre et sont donc les derniers survivants de l'année. Or dans nos élevages, nous avons observé durant toute l'année une sex ratio normale pour chaque génération, en accord avec le travail de GUÉNIN et STOCKER (1961). Nous verrons au chapitre suivant une explication probable de cette dissymétrie entre les observations faites sur le terrain et celles effectuées en laboratoire.

TABLEAU B

L. lutea: proportion saisonnière des mâles capturés durant 2 ans.

Saison	Nb. ind. total	♂	♀	Prop. des ♂ dans la population	Int. de confiance
Mars-Mai . . .	740	347	393	0,468	0,452-0,484
Juin-Août . . .	1191	489	702	0,411	0,397-0,425
Sept.-Nov. . . .	33	14	19	0,424	0,340-0,508
Déc.-Fevr. . . .	40	13	27	0,325	0,239-0,411

L. fallax de Meij.

Cette espèce, de même que la suivante, n'apparaissant qu'en petit nombre et sur une courte période, nous nous contenterons de signaler que nous avons capturé en tout un peu plus de 80 individus. Nos calculs ne porteront cependant que

sur 61 mouches, une des chasses ayant donné un résultat aberrant de 24 ♂ et de 5 ♀; cette proportion est à rapprocher des résultats obtenus avec *L. lutea* dont nous discuterons plus loin à propos de nos élevages.

Durant notre travail, nous avons donc obtenu 35 ♂ et 26 ♀, ce qui correspond à un rapport de 0,574 pour les mâles, soit 57,4 % avec un intervalle de confiance de 0,462 à 0,702. Le test du χ^2 ne nous donnant aucun résultat significatif, nous pouvons dire, compte tenu du faible nombre de mesures, que ces petites populations sont en équilibre pour le rapport des sexes.

L. tristis Meig.

Les résultats des captures chez cette forme se rapprochent de ceux que nous avons trouvés plus haut. Sur 85 individus contrôlés, nous avons déterminé 46 ♂ et 39 ♀, ce qui nous donne un rapport de 0,545, soit 54,5 % de mâles, l'intervalle de confiance se situant entre 43,7 % et 65,3 %. Le test du χ^2 ne nous donne également aucune différence significative par sondage, la sex ratio semble donc aussi normale et stable chez cette espèce.

B. EN LABORATOIRE

Pour être complet, notre travail devait porter sur l'étude de ce groupe de Diptères en laboratoire, non seulement pour obtenir des renseignements supplémentaires quant à sa biologie, mais aussi dans le but d'essayer de résoudre le problème de la parthénogenèse de *L. furcata*. Si nous pouvions avoir quelques succès pour nos élevages, nous aurions ainsi constamment des insectes à disposition, soit pour l'observation du cycle de reproduction soit pour la fixation du matériel cytologique.

a. TECHNIQUE D'ÉLEVAGE.

En 1961, GUÉNIN et STOCKER, ont déjà réussi l'élevage de *L. lutea* en laboratoire et mettent au point leur technique. Ils semblaient cependant rencontrer quelques difficultés pour assurer une succession régulière de générations chez *L. furcata*.

L'absence de données rigoureusement scientifiques sur l'élevage de ces mouches les avait amené à utiliser une méthode empirique qui, modifiée par nos soins, nous a permis d'améliorer le rendement de nos cultures de manière à obtenir 4 à 5 générations par an.

Les adultes et les larves ont été nourris de manière identique au moyen d'une solution de glucose à 1 ou 2 g pour 100 cc d'H₂O, additionnée d'une quantité égale d'extrait de foie en poudre et de 5 à 6 g de levure de bière fraîche comprimée. Les imagos capturées dans la nature ou provenant de nos élevages sont introduits

dans de petites boîtes aménagées comme le montre la figure 20. Ces gobelets sont transparents afin de repérer les pontes et de prélever les œufs, ceux-ci étant toujours déposés sous le couvercle, sur les parois du bocal ou sur les papiers-filtres verticaux fixés au couvercle, mais jamais au fond de la boîte. Le papier-filtre qui tapisse le fond des récipients reçoit environ 10 gouttes de solution nutritive et nous y ajoutons de l'eau de manière à ce que le milieu soit humide mais non mouillant. Le procédé est le même pour les larves mais nous remplaçons le bocal par une boîte de Pétri mieux adaptée, par sa forme, à ce type d'élevage.

Comme nous l'avons remarqué au chapitre précédent, la température a une grande influence sur le comportement de nos mouches. GUÉNIN et STOCKER ont estimé que la température létale en laboratoire était de l'ordre de 25°. Ainsi nous avons toujours gardé nos élevages dans un local où le thermomètre marquait constamment 20° plus ou moins 2°, ce qui correspondait aux conditions optimales de rendement. Les endroits où nous trouvons des Lonchopteridae étant très humides, nous avons veillé à garder une humidité très forte dans nos récipients. Cependant, les micro-climats ainsi réalisés sont favorables non seulement à nos insectes, mais également au développement des moisissures, ce qui nous oblige à transplanter nos élevages tous les 2 à 3 jours, les adultes s'empêtrant les ailes dans les filaments de mycélium et finissant par y mourir.

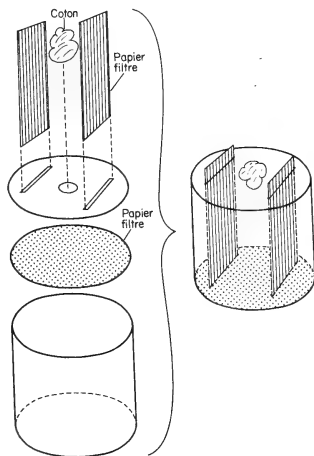


FIG. 20.
Bocal d'élevage.

b. CAS DE *L. TRISTIS* ET DE *L. FALLAX*.

A plusieurs reprises nous avons tenté l'élevage de ces deux formes. Cependant celles-ci ne semblent pas se contenter des conditions que nous avons réalisées pour les deux espèces suivantes. Ainsi pour *L. fallax* nous avons obtenu plusieurs pontes qui ont donné une centaine de larves dont le 80 % mourrait à différents stades. Sur cette quantité d'œufs nous n'avons obtenu que 16 adultes nés en laboratoire, 9 ♂ et 7 ♀ (Sex ratio mâle = 0,563; l'intervalle de confiance avec si peu de résultats se situe entre 0,31 et 0,81); deux femelles ont vécu plus de trois semaines, ont été fécondées et ont pondu 43 œufs. Les quelques larves de seconde génération n'ont

donné que trois femelles et deux mâles; il n'y a pas eu de descendant de la F₂.

En ce qui concerne *L. tristis* les résultats sont encore plus médiocres. Sur 53 œufs pondus nous n'avons jamais réussi à obtenir un seul adulte en élevage et les rares larves arrivées au dernier stade se sont immobilisées en nymphose durant le mois de décembre et ne se sont pas développées. Une seule nymphe a pu être conservée vivante jusqu'au mois de mars de l'année suivante.

C. CAS DE *L. LUTEA* ET *L. FURCATA*.

Dans un travail préliminaire nous avons déjà étudié le développement larvaire de ces deux espèces (BAUD, 1970). Nous basant sur les exuvies trouvées dans nos élevages nous sommes arrivés à déterminer 6 stades larvaires ainsi que leur durée respective. La période totale du développement, de la ponte à l'ecdysis, a été définie à 40 jours. Une étude de la mortalité larvaire nous indiqua une plus grande fragilité de l'espèce parthénogénétique, et pour les deux formes une augmentation significative du taux de mortalité saisonnière en hiver. Nous pouvons confirmer ces données en les complétant.

Nous venons de remarquer la difficulté qu'il y a à élever *tristis* et *fallax* et que ces deux espèces mises en élevage ne pondaient que fort peu. Les femelles capturées ne nous donnent en effet qu'un faible nombre d'œufs et après un délai de 3 à 4 jours au minimum suivant la mise en élevage.

En ce qui concerne *lutea* et *furcata*, en dehors de l'hiver (c'est-à-dire sans tenir compte de la période s'étendant entre fin novembre et février-mars, moment où les femelles capturées ne pondent presque pas et nous montrent à la dissection des ovaires régressés, noyés dans le tissu adipeux), nous avons remarqué que les bêtes mises en culture déposaient des œufs dans un délai de 24 heures suivant leur capture. Il semble donc que le changement de milieu n'a que peu d'influence sur le comportement de ponte de nos individus, car nous observons la même latence si nous transportons d'un élevage à un autre des mouches nées en laboratoire et se trouvant en période de pleine activité. Il s'agit donc probablement d'un simple phénomène de rétention des œufs.

Latence de ponte du premier œuf.

En laboratoire nous avons essayé de déterminer la latence de ponte du premier œuf, c'est-à-dire le nombre de jours séparant la fin de l'ecdysis d'une femelle et le moment où elle dépose son premier œuf.

Pour *L. lutea*, bien que les femelles non fécondées nous aient donné des œufs après un mois environ, il nous a été impossible de déterminer cette latence sur des femelles fécondées car nous n'avons été qu'occasionnellement le témoin de copulations et seule une présence de chaque instant aurait rendu possible l'isolement des femelles à mesure qu'elles étaient fécondées.

En ce qui concerne *L. furcata*, il nous a été plus facile de calculer cette période. Nos observations ayant porté sur deux ans, nous avons obtenu les résultats suivants (fig. 21). En groupant les données par saison nous observons que la latence de ponte, bien que diminuant à mesure que notre technique s'affinait, nous montre une variation importante. En effet les femelles nées entre début décembre et fin février ont un délai de ponte de 25 à 28 jours alors que celles nées au printemps (mars à mai) donnent déjà des œufs après dix jours. Nous observons en

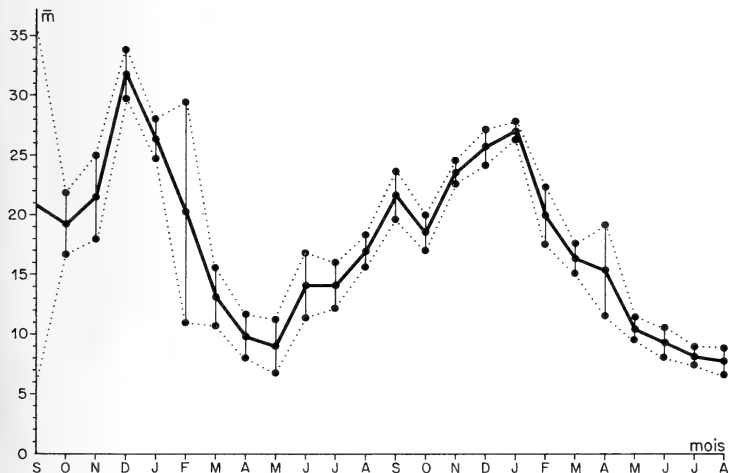


FIG. 21.

L. furcata ; latence de ponte du premier œuf selon le mois où les ♀♀ ont effectué leur mue imaginale.
(Les intervalles de confiance sont reportés sur le graphique).

outre une augmentation de cette latence jusqu'en hiver. Cependant après plus de deux ans d'élevage nous constatons que nous pourrions encore faire diminuer légèrement ce temps, car nous avons parfois réussi à obtenir des œufs de femelles âgées de moins de 9 jours.

Durée de vie et mortalité.

Les deux espèces les plus difficiles à élever étaient assez fragiles et nous n'avons jamais réussi à les garder plus de 30 jours en vie dans nos élevages.

Les deux autres espèces, après trois ou quatre générations élevées en captivité, nous ont montré une longévité remarquable pour des Diptères de cette taille. Pour

L. furcata, après environ 9 mois d'adaptation à nos méthodes d'élevage, alors que cette espèce atteignait un âge maximum de 65 jours au début, nous avons réussi à augmenter sa longévité à une valeur moyenne de durée de survie de 75 jours avec un maximum de 77 et un minimum de 73. La courbe de survie présente donc (fig. 22) une remarquable stabilité, compte tenu des intervalles de confiance de nos résultats. Cette durée constante nous montre que nos élevages étaient dans de bonnes conditions. En ce qui concerne *L. lutea*, sans avoir étudié

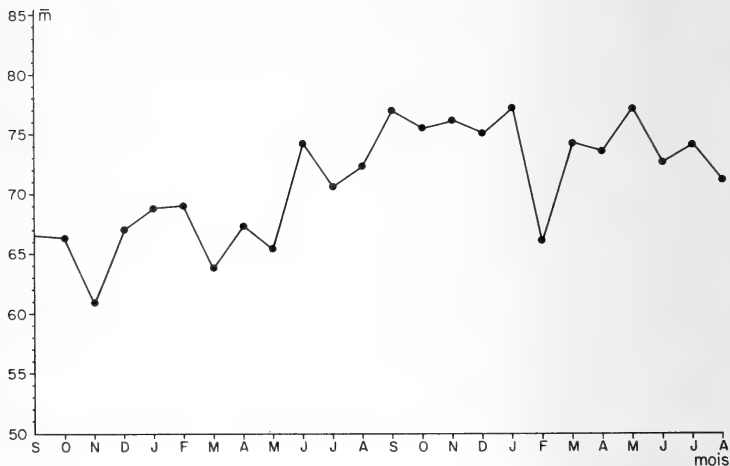


FIG. 22.

L. furcata ; durée du stade adulte selon le mois où les ♀♀ ont effectué leur mue imaginale.

systématiquement la longévité de cette espèce, nous pouvons affirmer que nous obtenons les mêmes résultats avec les femelles, mais que les mâles se montrent beaucoup moins résistants. S'il n'est pas rare de garder des femelles jusqu'à l'âge de plus de 80 jours, aucun de nos mâles n'a pu dépasser le cap des 35 jours. De plus dans les 5 premiers jours de vie la mortalité des adultes mâles est environ 2 fois plus élevée que celle des jeunes femelles.

Si, comme nous l'avons déjà vu, la mortalité larvaire est forte surtout durant l'automne et l'hiver pour nos deux espèces, il est à remarquer qu'elle suit tout à fait la courbe de létalité embryonnaire chez *L. furcata*, alors que pour *L. lutea* elle montre des extrêmes beaucoup moins accusés, bien que situés aux mêmes époques (fig. 23 et 24). En résumé, nous pouvons dire que la mortalité générale

de nos élevages atteint près de 26% en hiver chez *lutea* et 32% pour *furcata*, alors que nous enregistrons des moyennes inférieures à 20% durant la belle saison. Durant les 6 premiers mois où nous avons commencé à élever nos mouches ces proportions oscillaient entre 30% et 48% respectivement pour *lutea* et *furcata*, notre technique n'étant pas encore au point.

Conjointement nous avons étudié les variations de mortalité par rapport aux stades de développement des larves dans nos deux espèces. Sur un échantillonnage de 268 larves de *lutea*, nous arrivons à une moyenne de décès de près de 9%, le maximum, soit près de 38%, se situant au quatrième stade larvaire. Chez *furcata*

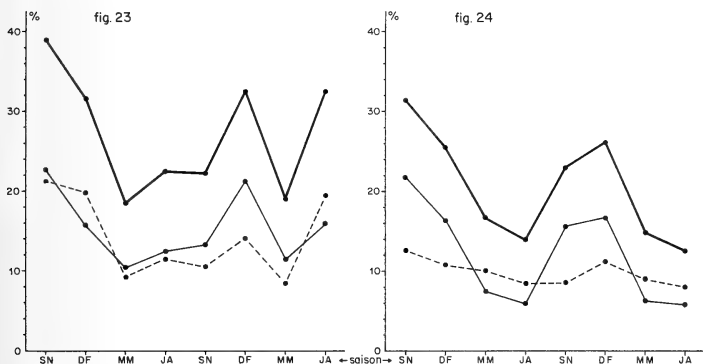


FIG. 23-24.

Taux de mortalité par saison chez *L. furcata* (23) et *L. lutea* (24)

(—) embryons; (---) larves; (—) totale.

un sondage effectué sur 357 larves nous donne une moyenne de 17% environ avec deux maxima, l'un au stade 5 (34%) et l'autre au niveau de la nymphose (14,5%). Notons en passant que nous n'avons jamais trouvé d'individus mal formés chez *lutea*, alors que nous avons découvert en trois ans 6 adultes montrant des malformations des pattes et même la disparition d'une paire chez *furcata*. Ces cas sont sans nul doute dus à des accidents de la nymphose. Cependant nous n'avons pas pu obtenir de descendance de ces mouches, car elles mourraient toutes, engluées sur le substrat nourricier du fait de leur difficulté à marcher.

Nous n'avons pas pu déterminer chez ces deux espèces si les pourcentages de mortalité nymphale et larvaire obtenus dépendaient d'un facteur génétique car nos résultats nous montrent une trop grande variation d'un mois à l'autre. Un gène léthal serait décelable uniquement si une proportion constante de la

descendance de chaque femelle mourrait à un stade donné. Pour pouvoir observer ce phénomène cela impliquerait l'isolement de chacune de nos femelles et des pontes de chacune de celles-ci, afin d'en connaître le devenir. Un tel travail nous aurait par trop écarté de notre sujet.

Rendement de nos élevages.

Nous entendons par là la quantité moyenne d'œufs pondus par femelle, ainsi que les larves et les adultes issus de ces pontes. Il dépend bien entendu du nombre de décès enregistrés aussi bien au niveau de l'embryon que des différents stades larvaires. Pour nos deux espèces nos résultats sont évidemment liés aux taux de mortalité.

Pour *L. lutea*, les valeurs relevées sur deux ans à partir d'échantillonnages qui ont groupé 333 ♀, nous donnent en moyenne par femelle 20 œufs (20,27) produisant 18 larves (18,39), celles-ci donnant 16 adultes (16,59); chez *L. furcata*, nous obtenons par rapport à 397 ♀ respectivement 16 œufs (15,78), 13 larves (13,43) et 12 adultes (11,55). Il est intéressant de noter que si nous exprimons ce rendement en pourcent en ce qui concerne les insectes adultes obtenus à partir des pontes, nous arrivons pour *L. lutea* à environ 82 imagos pour cent œufs pondus et chez *L. furcata* à 73. Les adultes morts dans un délai de 5 jours suivant leur mue imaginale ont été éliminés de nos calculs.

L'examen des moyennes relevées par saison nous montre clairement (fig. 25 et 26) une variation annuelle du rendement moyen par individu avec, pour nos deux espèces, un minimum durant l'hiver, suivi au printemps d'une augmentation spectaculaire. Les mois d'été présentent une certaine stabilisation, suivie d'une diminution régulière jusqu'en automne et en hiver. Le rendement exprimé en pourcent, dépendant directement du taux de mortalité, nous montre seulement une courbe inverse de ce dernier. Il suit évidemment les mêmes variations et nous observons chez *L. lutea* que le pourcent d'adultes obtenus par rapport aux larves ne varie que fort peu, compte tenu des intervalles de confiance, et se situe entre 86 % et 94 %. Il semble donc que pour cette espèce si la mortalité larvaire est plus basse que pour *L. furcata*, elle est aussi plus stable (fig. 27 et 28).

Nous avons essayé de supprimer, ou du moins de réduire ces variations de rendement sans jamais y parvenir. La température et l'humidité étant toujours stables dans nos élevages, le seul facteur qu'il nous restait à tester était l'influence de la durée d'éclairement. La seconde année d'élevage nous avons, dès le mois de juin, fixé la durée lumineuse à 15 heures par jour au moyen d'un système de déclenchement électrique; cette période d'éclairement a été conservée jusqu'à la fin de notre travail sans que nous puissions observer une influence quelconque sur le comportement de nos élevages. Ce cycle semble donc dépendre d'autres facteurs que nous n'avons pas réussi à mettre en évidence.

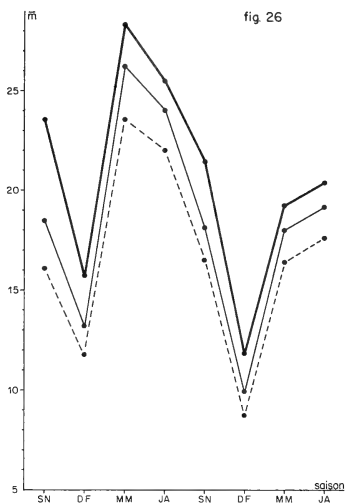
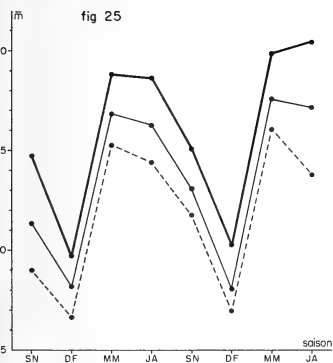


FIG. 25-26.

Moyennes d'œufs (—•—), larves (—), et imagos (— — —) obtenus par ♀ et par saison chez *L. furcata* (25) et *L. lutea* (26).

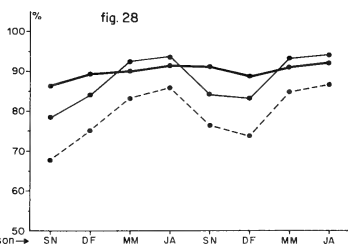
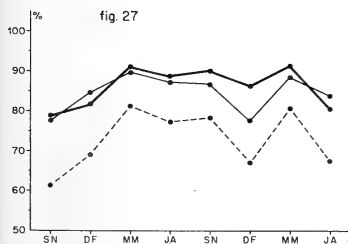


FIG. 27-28.

Rendement des élevages de *L. furcata* (27) et *L. lutea* (28).

—•— % de larves obtenues par rapport au nombre d'œufs pondus.

— — — % d'imagos obtenus par rapport au nombre d'œufs pondus.

— % d'imagos obtenus par rapport au nombre de larves.

d. PROPORTION DES MÂLES CHEZ *L. LUTEA*.

Nous avons déjà remarqué au début de ce chapitre que les résultats obtenus sur le terrain nous montraient chez cette espèce une spanandrie marquée qui se traduit par une proportion de mâles de 43,5% par rapport au nombre d'individus

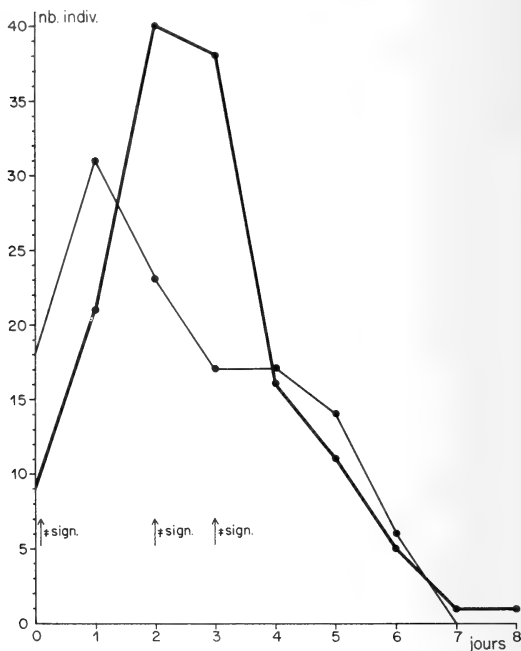


FIG. 29.

L. lutea ; nombre de ♂♂ et de ♀♀ obtenu par jour dès le moment de la première mue imaginale des adultes d'une génération.

(—) nb de ♂♂, (---) nb de ♀♀.

capturés. Cette différence avait déjà été constatée par VANDEL en 1938 lors de ses chasses en France. Or nous relevons dans nos élevages, comme GUÉNIN et STOCKER en 1961, que la sex ratio sur tous les individus obtenus est stable durant toute l'année et se situe à 49,5% (intervalle de confiance 47,9 à 51,1%), chiffre nous montrant que nos populations sont en équilibre à ce point de vue. Ce résultat, obtenu d'après des données portant sur un an, semble donc en opposition avec

les observations faites sur le terrain. Cependant cette apparente contradiction ne résiste pas à l'analyse. En effet nous avons vu, à propos de la durée de vie des adultes de *L. lutea*, que si les femelles présentent une longévité maximale de 80 jours, les mâles ne vivent guère plus de 30 à 35 jours. Nous avons donc à la sortie d'une génération d'adultes une sex ratio normale qui diminue au fil des

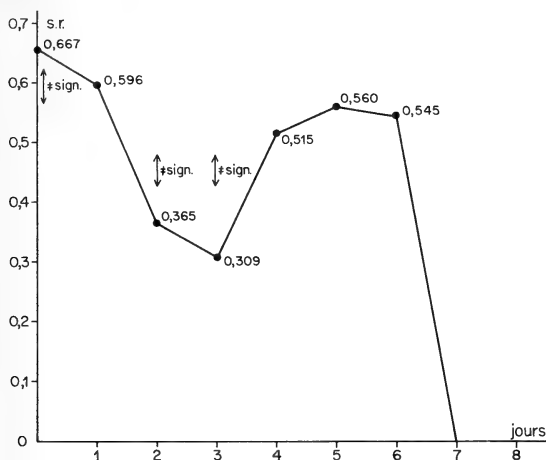


FIG. 30.

L. lutea ; variation journalière de la sex ratio dès le jour de la première mue imaginale des adultes d'une génération.

jours pour les mâles jusqu'à devenir nulle au bout d'un mois environ. Remarquons que dans la nature les générations ne se succèdent pas d'une manière synchrone durant l'année; les pontes successives donnant de nouveaux individus des deux sexes empêchant la sex ratio des mâles de tomber au-dessous d'un certain niveau dans la population. Il nous semble donc que cette constatation suffit à expliquer la différence qui est observée entre la sex ratio calculée sur le nombre d'individus capturés et celle obtenue en élevage. Ainsi après un certain nombre de générations nées au laboratoire nous avons constaté que la proportion des mâles, calculée sur l'effectif d'insectes vivants à un moment quelconque, était en effet semblable à celle trouvée sur le terrain.

Variation de la sex ratio au moment des mues imaginales.

Si dans nos élevages la sex ratio est normale lorsque l'on considère l'ensemble des individus adultes obtenus et qu'elle ne varie pas significativement durant

l'année, il n'en est pas de même si l'on calcule celle-ci journallement durant le temps séparant la sortie des premiers et des derniers adultes issus d'œufs pondus le même jour.

En étudiant le développement de 323 œufs récoltés le même jour dans nos élevages et ayant donné 268 adultes dont 126 ♂ et 148 ♀, nous constatons à priori que cette descendance présente une sex ratio normale de 47,5% de mâles (intervalle de confiance: 41 à 53%). Cependant comme les mues imaginaires des adultes issus de ces pontes simultanées ne sont pas synchrones, nous pouvons faire un relevé journalier de l'apparition des adultes en appelant t_0 le jour de la première mue.

Nous observons ainsi (fig. 29 et 30) pour les mâles deux maximums de sorties, l'un au temps t_0 qui dure 24 heures et l'autre 4 à 5 jours plus tard, alors que chez les femelles nous n'observons qu'un maximum de sorties entre le deuxième et le troisième jour.

Ce phénomène joue probablement un rôle compensateur chez les mâles vis-à-vis de leur plus grande fragilité et surtout de leur développement sexuel plus rapide, de manière à ce qu'il y ait un maximum de mâles actifs au moment où les femelles sont fécondables.

IV. CYTOLOGIE

a. LA FORMULE CHROMOSOMIQUE DES LONCHOPTERIDAE.

Les espèces bissexuées du genre *Lonchoptera* qui ont fait l'objet jusqu'ici d'une analyse caryologique sont les suivantes: *L. occidentalis* (STALKER, 1956), *lutea* (GUÉNIN et STOCKER, 1961), *fallax* et *tristis* (BAUD, 1970). Toutes se révèlent posséder la même garniture chromosomique: leur nombre diploïde est de 6; les quatre plus grands éléments ont un centromère de position médiane; les deux plus petits sont submétacentriques et correspondent à des hétérochromosomes, ce que révèle l'étude de la méiose (fig. 31 et 32). Une comparaison entre les caryotypes mâle et femelle montre que l'on est en présence d'une digamétie mâle du type XY, de même que chez la plupart des Diptères, et que le chromosome Y est de plus faible dimension que l'X.

Les deux espèces parthénogénétiques, *L. furcata* et *L. dubia*, identiques chromosomiquement, s'écartent des formes bissexuées par le fait qu'elles ne possèdent qu'un nombre diploïde de 4 chromosomes dont deux sont métacentriques et les deux autres acrocentriques (GUÉNIN et STOCKER, 1961; STALKER, 1956).

Il apparaît de ces observations qu'il n'est pas possible de comprendre par quel mécanisme la garniture chromosomique des espèces bissexuées est devenue celle des formes parthénogénétiques. Quoi qu'il en soit la seule constatation que ces dernières renferment un nombre diploïde de chromosomes inférieur à celui

des premières montre que l'on ne se trouve pas ici en présence de cas de parthénogenèse géographique au sens de VANDEL (1938), l'hypothèse de l'auteur français s'étant déjà révélée fragile en constatant que l'existence d'une race bissexuée de *L. furcata* était douteuse.

Un autre fait évident est à remarquer: les formes du Nouveau Monde sont chromosomiquement identiques à celles de l'Europe; la différenciation des espèces ne s'est donc pas traduite par des modifications morphologiques touchant le stock chromosomique.



FIG. 31-32.

Métaphases spermatogoniales de *L. fallax* (fig. 31) et *L. tristis* (fig. 32).

b. LA RESTAURATION DU NOMBRE CHROMOSOMIQUE DE *L. FURCATA*.

L'examen des processus de l'ovogenèse chez *L. furcata* ainsi que celui de *L. lutea* que nous avons entrepris en vue d'une comparaison entre une forme bissexuée et la forme parthénogénétique s'est révélé techniquement difficile. En effet les méthodes de fixation des œufs telles qu'elles sont pratiquées usuellement ne nous ont pas donné les résultats que l'on pouvait espérer. Nous avons dû rejeter le matériel traité au Bouin-Allen, au Dubosc-Brasil et au Petrunkevitch, ces liquides ne conservant pas suffisamment bien les composants cytoplasmiques et nucléaires. Nous n'avons retenu que les images obtenues après une fixation au Kahle et une coloration à la fuchsine basique de Feulgen, selon le procédé habituel, suffisantes pour l'interprétation des stades de la méiose bien que d'une qualité que l'on aurait désiré meilleure en vue d'une analyse plus fine.

Les ovaires des deux espèces, qui sont de type polytrophe et qui se composent chacun de 8 à 10 ovarioles disposés en grappe, évoluent tardivement: ce n'est que 24 à 36 heures après l'ecdysis que s'observent les premières phases d'accroissement. Les cellules folliculaires et les cellules nourricières de chaque ovocyte de premier ordre persistent jusqu'au moment du passage de la future cellule sexuelle dans l'oviducte. Leur degré progressif de dégénérescence nous a facilité l'établisse-

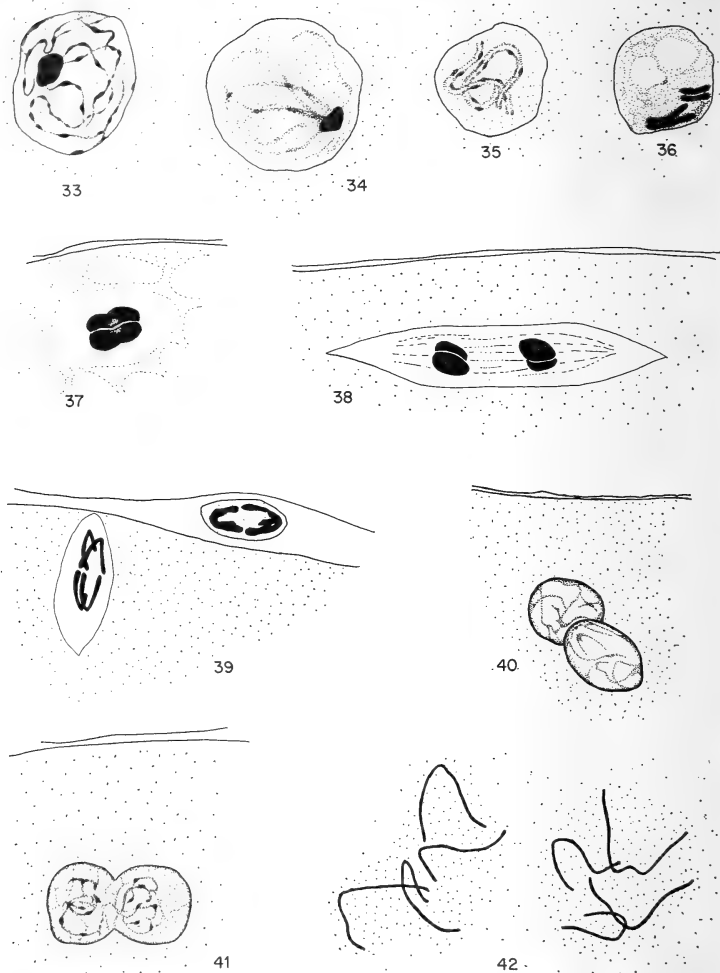


FIG. 33-42.

L. furcata, ovogénèse.

Leptotène (33); zygotène (34); pachytène (35); diacinèse (36); métaphase I, 2 bivalents (37); anaphase I (38); anaphase II et polocyte I, 2 dyades (39); pronucleus et polocyte II prêts à fusionner (40); fusion du pronucleus et du polocyte II (41); métaphase de 2 divisions de segmentation ($2n = 4$) (42).

ment d'une chronologie suffisamment précise de l'évolution des ovocytes même dans les cas relativement fréquents où se manifestait une rétention dans la ponte.

La phase d'accroissement se déroule selon le schéma classique de l'ovogenèse aussi bien chez l'espèce parthénogénétique que chez la forme bissexuée (fig. 33-36 et 43) avec un appariement zygotène évident des chromosomes homologues. Les premières divisions de maturation (fig. 37-38 et 44-45) comprennent deux bivalents chez *L. furcata* et trois chez *L. lutea*, et s'achèvent par la formation du 1^{er} polocyte.

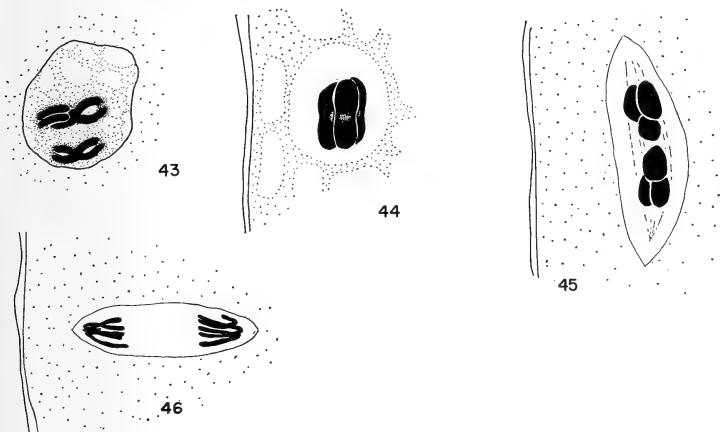


FIG. 43-46.

L. lutea, ovogenèse.

Diakinèse (43); métaphase I, 3 bivalents (44); anaphase I (45); anaphase II (46).

Les deuxième divisions maturatives se réalisent respectivement avec deux et trois dyades (fig. 39 et 46). Chez *lutea* se constitue un second globule polaire, alors que chez *furcata* les deux noyaux nouvellement formés s'écartent plus ou moins l'un de l'autre sans quitter la zone de cytoplasme actif, pour se rapprocher ensuite et fusionner (fig. 40 et 41). La régulation du nombre chromosomique de l'espèce parthénogénétique se réalise au sens de NARBEL-HOFSTETTER (1964) par l'union du polocyte II avec le pronucleus de l'ovotide. Les premières divisions de segmentation montrent en effet des métaphases comprenant quatre chromosomes (fig. 42). Cette régulation chez *L. furcata* serait semblable à celle que STALKER (1956) admet pour *L. dubia*.

V. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

L'état actuel de nos connaissances sur les Lonchopteridae soulève des problèmes d'ordre taxonomique.

Lonchoptera dubia, espèce du Nouveau Monde décrite par CURRAN (1934) et dont on n'a jamais observé de mâles est considérée par HARDY (1952) et STUCKENBERG (1963) comme synonyme de *L. furcata*, le second de ces auteurs ayant même comparé des individus de cette espèce d'origine européenne avec un paratype de *L. dubia*. Or, il se trouve que *L. dubia* présente une parthénogenèse qui, si l'on se réfère aux hypothèses de STALKER (1956), pourrait être de même type que celle que nous avons étudiée chez *furcata*, constatation qui serait en faveur d'une synonymie entre ces deux formes.

Cette remarque nous pose ainsi le problème de l'existence des mâles chez *L. furcata*. De fait si cette espèce et sa sœur nord-américaine sont bien synonymes, nous serions en présence d'une forme de Lonchoptera dont on trouverait des femelles sous toutes les latitudes et dont on ne connaîtrait que 34 mâles: 17 provenant de Grande-Bretagne tous décrits par COLLIN (1938) et 17 autres trouvés par divers auteurs et que VANDEL (1938) recense ainsi: 3 d'Europe, 7 d'Amérique du Nord et 7 de Sibérie orientale. Cependant les individus de Grande-Bretagne sont absolument différents des autres. En effet l'armature génitale des mâles de *L. furcata* selon DE MEIJERE (1906) et CZERNY (1934) correspond à celle de *L. meijerei* Collin, donnée par K. G. V. SMITH (1969), alors que Collin ainsi que Stuckenberg et K. G. V. Smith désignent sous le nom de *L. furcata* des mâles dont l'hypopyge est totalement différent, assez proche de *L. scutellata* Stein. Comme les deux premiers auteurs n'ont étudié que du matériel de l'est et du nord-est de l'Europe, que les seconds n'ont examiné que des individus capturés en Grande-Bretagne et que ni les uns ni les autres n'ont décrit l'armature génitale des femelles des espèces correspondantes, provenant de la même localité, il nous semble justifié de mettre en doute avec VANDEL l'existence de mâles de *L. furcata*, ceux mentionnés sous ce nom par ces auteurs devant probablement correspondre à une autre espèce.

Un autre problème qui se présente a trait à l'existence de sous-espèces. Chez *L. furcata* et *L. lutea* certains systématiciens ont cru reconnaître plusieurs sous-espèces en se référant aux différences de coloration que l'on observe entre certains individus. Nous avons nous-même remarqué dans la nature de telles différences. Cependant nous pouvons certifier que nous sommes en présence de variations purement somatiques et non génétiques. Chez *L. lutea*, des croisements d'insectes sauvages de couleurs différentes ou de couples foncés ont toujours abouti à des descendants identiques à l'espèce type décrite au chapitre II. Inversement, nous

obtenions des individus clairs ou foncés selon que les adultes des deux formes restaient entreposés durant les premières 72 heures suivant l'ecdysis dans un endroit sombre et humide ou au contraire en pleine lumière et dans une atmosphère plus sèche. Ces différentes colorations s'établissent sous l'influence du milieu où ont vécu les insectes, et ne justifient pas le statut de sous-espèce.

Enfin les deux formes parthénogénétiques du genre, *L. furcata* et *L. dubia*, présentent un taux de mortalité élevé que révèlent les élevages. Ce fait semble montrer, à l'encontre de ce que l'on admet généralement, que ces deux espèces sont plus fragiles, non seulement que les formes bissexuées, mais encore que celles se reproduisant selon le même mode qui paraissent bien adaptées à leur milieu. Si la mortalité totale durant le développement de *L. lutea* a pu être réduite à moins de 15 %, celle de *L. furcata*, malgré les grandes précautions que nous avons prises, n'a jamais pu être ramenée au-dessous de 20 % et demeurerait à une moyenne de près de 24 à 25 % durant l'année. Or dans ses élevages de *L. dubia*, STALKER (1956) constate environ un quart de mortalité dans la descendance. Pour expliquer ce phénomène, il suppose que « les quatres noyaux haploïdes, issus des deux divisions de maturation, ne fusionnent pas au hasard et que cette mortalité de 25 % représenterait des homozygotes produits par la fusion des noyaux issus de la seconde division de maturation ou dûs à des crossing-over et à la fusion d'un descendant de chacune des deux divisions réductionnelles », phénomènes qu'il a observé avec une égale fréquence en 1954 chez *Drosophila parthenogenetica* Stalker (Diptera, Drosophilidae) et que SPRACKLING (1960) a tenté de vérifier. Le taux de mortalité que nous avons trouvé pourrait être déterminé par le même processus chez *L. furcata* où se manifeste ainsi une parthénogenèse du type *Leucanium hesperidum* (Homoptera, Coccidae), dont le cas a été étudié par THOMSEN (1927) et repris par SUOMALAINEN (1950), et dans lequel le rétablissement du nombre diploïde est obtenu par la fusion du pronucleus avec le deuxième polocyte.

Cependant il se pourrait que la létalité que nous avons constatée soit aussi due à certaines conditions de nos élevages qui ne seraient pas adaptées complètement à des exigences biologiques, pour l'instant inconnues, de l'espèce parthénogénétique.

RÉSUMÉ

Le présent travail traite de la biologie et de la cytologie de cinq espèces du genre *Lonchoptera* (Dipt.), plus particulièrement de *L. furcata*, espèce parthénogénétique et une forme voisine bissexuée *L. lutea*. Il conduit aux constatations suivantes :

— Une étude sur le terrain a permis de définir l'habitat des espèces de nos régions et de décrire certaines variations morphologiques caractéristiques des mâles et

des femelles des différentes formes, ainsi que la morphologie de leurs larves, mal connues ou inconnues jusqu'ici.

- L'analyse numérique des captures a montré que la proportion des sexes chez *L. lutea* présente un déséquilibre marqué en faveur des femelles, alors que la sex ratio des autres espèces bissexuées semble proche de la normale.
- Chez *L. furcata*, l'influence de la température sur l'activité des mouches telle qu'elle apparaît dans la nature se traduit par un déplacement des populations en direction des zones d'ombre dès que la chaleur au sol dépasse 21° à 22° C.
- L'auteur a pu réaliser en laboratoire un élevage de plusieurs générations de *L. furcata*, espèce parthénogénétique, ainsi que de *L. lutea*, forme bissexuée, de manière à définir les caractéristiques du développement de ces espèces et de disposer d'un matériel favorable à l'étude caryologique.
- Il a été possible de constater l'existence de 6 stades larvaires et de préciser leur durée. Il s'avéra cependant impossible de réduire la mortalité totale moyenne de *L. lutea* à moins de 15% et celle de *L. furcata* à moins de 24% à 25%. Cette létalité se manifeste avec une importance différente selon les stades chez ces deux espèces.
- En laboratoire la sex ratio a toujours été normale; le déséquilibre observé dans la nature semble provenir d'une différence de durée de vie entre les mâles et les femelles, celles-ci vivant pratiquement deux fois plus longtemps que ceux-là.
- Les fluctuations saisonnières observées dans la nature se retrouvent en laboratoire. A la diminution du nombre de captures durant l'hiver correspond une baisse du rendement des élevages durant cette saison, par la réduction des pontes, l'augmentation de la létalité aux différents stades larvaires et le raccourcissement de la durée de vie des adultes.
- L'étude cytologique a montré que les espèces bissexuées ont un même caryotype, présentant toutes un nombre diploïde de 6 chromosomes, 4 métacentriques et 2 submétacentriques. La forme parthénogénétique possède un nombre chromosomique de $2N = 4$, semblable en cela à *L. dubia*, espèce parthénogénétique nord-américaine que certains auteurs veulent mettre en synonymie avec *L. furcata*.
- Chez *L. furcata*, la restitution du nombre diploïde s'opère par fusion du pronucléus avec le polocyte II selon un processus semblable à celui que l'on rencontre chez d'autres insectes et plus spécialement chez *Leucanium hesperidum* (Homoptera, Coccidae).

Si durant de longues années les chercheurs se sont posé la question de l'existence de mâles de *L. furcata*, il ne fait plus aucun doute maintenant que cette forme se reproduit par parthénogenèse thélytoque constante et que les mâles décrits doivent appartenir à d'autres espèces.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit behandelt Biologie und Zytologie von fünf Arten der Gattung *Lonchoptera* (Dipt.) mit besonderer Berücksichtigung der parthenogenetischen Art *L. furcata* und der verwandten sich normal vermehrenden *L. lutea*. Die Untersuchungen führten zu folgenden Feststellungen:

- Die Feldarbeit erlaubte die Feststellung der Habitate der hiesigen Arten und die Beschreibung gewisser morphologischer Variationen, die für die Männchen und Weibchen der verschiedenen Arten charakteristisch sind. Darüber hinaus wurde die Beschreibung der Morphologie der Larven möglich, die bislang ungenügend oder nicht bekannt war.
- Die numerische Analyse der Freilandfänge zeigte, dass die sex ratio bei *L. lutea* ein Übergewicht der Weibchen aufweist, während sie bei den übrigen sich normal vermehrenden Arten nahezu ausgeglichen zu sein scheint.
- Der Einfluss der Temperatur auf die Aktivität von *L. furcata* macht sich im Freiland dadurch bemerkbar, dass die Populationen schattige Zonen aufsuchen, sobald die Temperatur in der Sonne 20 bis 22° C übersteigt.
- *L. furcata* wie auch *L. lutea* wurden über mehrere Generationen im Labor gezüchtet, um die Besonderheiten in der Entwicklung dieser beiden Arten festzustellen und um über günstiges Material für die zytologische Untersuchung zu verfügen.
- Es konnten 6 Larvenstadien festgestellt und deren Dauer präzisiert werden. Unmöglich war es jedoch, die Mortalität von *L. lutea* auf weniger als 15% und die von *L. furcata* auf weniger als 24% bis 25% herabzusetzen. Diese Sterblichkeit manifestierte sich bei den einzelnen Stadien der beiden Arten mit verschiedener Stärke.
- Unter Laborbedingungen wies die sex ratio ein Gleichgewicht auf; das in der Natur beobachtete Missverhältnis scheint auf eine unterschiedliche Lebensdauer der beiden Geschlechter zurückzugehen: die Weibchen leben fast doppelt so lang wie die Männchen.
- Die im Freiland festgestellten jahreszeitlichen Schwankungen treten auch im Laboratorium auf. Der verringerten Zahl der Fänge während des Winters entspricht ein herabgesetzter Ertrag unserer Zuchten während dieser Jahreszeit, hervorgerufen durch verminderte Eiablagen, durch eine erhöhte Mortalität in den einzelnen Larvenstadien und durch eine verkürzte Lebensdauer der Adulti.
- Zytologisch zeigten die sich normal vermehrenden Arten den gleichen Karyotyp mit einer diploiden Zahl von 6 Chromosomen, 4 metazentrischen und 2 submetazentrischen. Die parthenogenetische Art besitzt eine Chromosomenzahl

von $2N = 4$, ähnlich der von *L. dubia*, einer nordamerikanischen parthenogenetischen Art; manche Autoren setzen *L. furcata* und *L. dubia* in Synonymie.

- Die Wiederherstellung der Diploidie bei *L. furcata* erfolgt durch Fusion des Pronucleus mit dem Polocyt II nach einem Vorgang, wie er ähnlich bei anderen Insekten und besonders bei *Leucanium hesperidum* (Homoptera, Coccidae) auftritt.

Wenn sich durch lange Zeit die Frage nach der Existenz der Männchen von *L. furcata* erhalten hatte, so kann jetzt kein Zweifel mehr bestehen, dass sich diese Art durch konstante thelytoke Parthenogenese fortpflanzt; die als *L. furcata* beschriebenen Männchen müssen zu anderen Arten gestellt werden.

SUMMARY

The present paper deals with the biology and cytology of five species of the genus *Lonchoptera* (Dipt.), and more particularly with *L. furcata*, which is a parthenogenetic species, and *L. lutea* a related forme in which both sexes are represented.

The following results are obtained:

- A field study enabled the author to define the habitat of the various species of our regions; certain morphological variations of the males and the females of different forms are described, as well as the morphology of their larva, which were not, or were imperfectly, known before.
- The numerical analysis has shown that the females are markedly more numerous than the males in *L. lutea*, while the sex ratio lies close to the normal in the other bi-sexed species.
- In *L. furcata* the influence of the temperature, as it appears in nature, causes a shifting of the populations towards the zones of shade, as soon as the temperature on the soil exceeds 21-22° C.
- The author has realized the laboratory breeding of several generations of the parthenogenetic species *L. furcata*, and also of the sexed species *L. lutea* in order to define the characteristics of the development of these species, and also in order to obtain suitable material for the caryological examination.
- It has been possible to detect the existence of 6 larval stages and to determine their duration. It appeared impossible to reduce the mortality to less than 15% in *L. lutea* and to less than 24-25% in *L. furcata*. This mortality is evident with a different importance according to the larval stages in these two species.
- Under laboratory conditions, the sex ratio has always been normal; the inequality observed in wild populations seems to result from a difference in

life-span between males and females, the latter living practically twice as long as the former.

- The seasonal fluctuations observed in nature are also evident in the laboratory, A reduction of the production in vitro during winter, corresponds to the diminution of the catch in the nature. At this time, there is a reduction in the egg-laying, a raise of the mortality in the different larval stages and a shortening of the life in the adults.
- The cytological study has shown that the bi-sexed species have a similar caryotype, all of them presenting a diploid number of 6 chromosomes; 4 meta-centric and 2 submetacentric. The parthenogenetic form has a chromosome number of $2N = 4$, similar to *L. dubia*, which is another parthenogenetic species of North America, considered by various authors as a synonyme of *L. furcata*.
- In *L. furcata* the restitution of the diploid number occurs by fusion of the pronucleus with the polocyte II, by a processus similar to the one encountered in other insects, and more especially in *Leucanium hesperidum* (Homoptera, Coccidae).

While during many years students were uncertain of the existence of males in *L. furcata*, there is no doubt at present, that this form reproduces by constant thelytoc parthenogenesis, and that the described males must belong to some other species.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSSON, H. 1966. The Swedish species of *Lonchoptera* Meig. (Dipt. Lonchopteridae), with lectotype designations. *Opusc. Ent.* 31: 77-80.
- BAUD, F. 1970. Le développement post-embryonnaire de deux Diptères Musidoridés: *Musidora furcata* Fall. et *Musidora lutea* Panz. *Revue suisse Zool.* 77: 647-650.
- COLLIN, J. E. 1938. The British species of *Lonchoptera* (Diptera). *Entomologist's mon. Mag.*, 74: 60-65.
- CURRAN, C. H. 1934. The North American Lonchopteridae (Diptera). *Am. Mus. Novit.* 696: 1-7.
- CZERNY, L. 1934. 30. Musidoridae (Lonchopteridae) in LINDER: *Die Fliegen der Palaearktischen Region*. Lfg, 83: 1-16; Stuttgart.
- DE VOS-DE WILDE, B. 1935. Contribution à l'étude des larves de Diptères Cyclorhaphes, plus spécialement des larves d'Anthomyides. *Thèse, Amsterdam*.
- DUDA, O. 1927. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Lonchoptera* Meigen (Dipt.). *Konowia* 6: 88-99.

- ENDERLEIN, G. 1936. Zweiflügen, Diptera. In: *Tierwelt Mitteleuropas Insecten*, 3. Teil. 6. Lfg, 2; Leipzig.
- GUÉNIN, H. A. et B. STOCKER. 1961. Quelques caractéristiques biologiques et cytologiques de deux Diptères du genre *Musidora*: *M. lutea* Panz. et *M. furcata* Fall., l'une bissexuée et l'autre parthénogénétique. *Revue suisse Zool.* 61: 193-196.
- HARDY, D. E. 1952. Additions and corrections to Bryan's Check List of the Hawaiian Diptera. *Proc. Hawaii. Ent. Soc.* 14 (3): 458.
- HARRISON, R. A. 1950. Occurrence of *Lonchoptera dubia* Curran in New Zealand (Diptera: Lonchopteridae). *Trans. R. Soc. N.Z.* 78: 449-450.
- LINDNER, E. 1934. Die Fliegen der palaearktischen Region. *Stuttgart*.
- LUBBOCK, Sir J. 1862. On the Development of *Lonchoptera*. *Trans. ent. Soc. Lond.* (3) 1: 338-344.
- LUNDBECK, W. 1916. Diptera Danica, Part V. Lonchopteridae, Syrphidae. *Copenhagen*.
- MEIGEN, J. W. 1800. Nouvelle Classification des Mouches à deux Ailes, (Diptera L.). *Paris*.
- MEIGEN, J. W. 1803. Versuch einer Gattungseintheilung der europäischen zweiflügeligen Insekten. *Magazin Insektenk. (Illiger)* 2: 259-281.
- MEIGEN, J. W. 1824. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. 4. *Aachen und Hamm*.
- MEIJERE, J. C. H. DE. 1901. Über die Larve von *Lonchoptera*. *Zool. Jb. (Syst.)* 14: 87-132.
- MEIJERE, J. C. H. DE. 1906. Die Lonchopteren des palaearktischen Gebietes. *Tijdschr. Ent.* 49: 44-98.
- MELVILLE, R. V. 1960-1961. Report on Mr. C. W. Sabrosky's proposal for the suppression under the plenary powers of the pamphlet entitled „Nouvelle Classification des Mouches à deux Ailes” by J. W. Meigen 1800. *Z.N. (S.)*, 191. *Bull. Zool. Nom.* 18 (1): 9-64.
- NARBEL-HOFSTETTER, M. 1964. Les altérations de la méiose chez les animaux parthénogénétiques. *Protoplasmatologia* 6 (2): 1-163.
- OSTEN SACKEN, C. R. 1878. Catalogue of the describe Diptera of North America. *Smithson. misc. Collns.*, n° 270: 118.
- OSTEN SACKEN, C. R. 1896. Preliminary notice of a subdivision of the Suborder Orthorrhapha Brachycera (Dipt.) on chaetotactic principles. *Berl. ent. Z.* 41 (4): 365-373.
- RAPP, W. F. et W. E. SNOW. 1945. Catalogue of the Lonchopteridae of the world. *Bull. Brooklyn ent. Soc.* 40 (3): 81-83.
- SCHINER, J. R. 1862. Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera). I. Theil. *Wien*.
- SMITH, K. G. V. 1969. Handbooks for the identification of British Insects. Diptera Lonchopteridae. *R. ent. Soc. Lond.*, 10 (2): 1-9.
- SPRACKLING, L. S. 1960. The chromosome complement of the developing eggs produced by *Drosophila parthenogenetica* Stalker virgin females. *Genetics* 45: 243-256.
- STALKER, H. D. 1954a. Parthenogenesis in *Drosophila*. *Genetics* 39: 4-34.
- STALKER, H. D. 1954b. Banded polytene chromosomes in the ovarian nurse cells. *J. Hered.* 45: 259-264.
- STALKER, H. D. 1956. On the evolution of parthenogenesis in *Lonchoptera* (Diptera). *Evolution* 10: 345-359.
- STUCKENBERG, B. R. 1963. The genus *Lonchoptera* Meigen in Southern Africa (Diptera: Lonchopteridae). *J. ent. Soc. Sth. Afr.* 26: 128-143.

- SUOMALAINEN, E. 1950. Parthenogenesis in animals. *Adv. Genet.* 3: 193-253.
- THOMSEN, M. 1927. Studien über die Parthenogenese bei einigen Cocciden und Aleurodiden. *Z. Zellforsch.* 5: 1-116.
- VANDEL, A. 1938. La parthénogenèse géographique. III. Sur quelques cas de parthénogenèse géographique observés chez les Diptères. *Trav. Stn zool. Wimereux* 13: 691-698.
- WHITTEN, J. M. 1956. The tracheal system of the larva of *Lonchoptera lutea* Panzer (Diptera: Lonchopteridae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 31: 105-108.

Adresse de l'auteur :

Muséum d'Histoire naturelle
Case postale 284
CH-1211 Genève 6
Suisse.

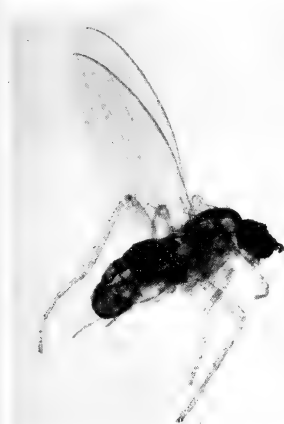




a



b



c



d

- a: *L. tristis* ♂
b: *L. fallax* ♂
c: *L. lutea* ♂
d: *L. furcata* ♀

A new *Geodromicus*
from Pakistan
(Coleoptera, Staphylinidae)

by

Volker PUTHZ

With 3 text-figures

Dr. Mohammed Ahsan (Government College, Lahore) was so kind to send me some Staphylinid beetles from Pakistan for my collection. Amongst them there was found a new species of *Geodromicus* which is described below.

Geodromicus torrentis nov. spec.

This new species resembles *Geodromicus affinis* Cam., *championi* Cam., *consors* Cam., and *peraffinis* Cam., it is the sister-species of *G. affinis* Cam.

Black, moderately shining, subdepressed, coarsely and moderately densely punctured, distinctly pubescent. Antennal base blackish, following segments brownish. Palpi yellowish brown. Legs black, tarsi brownish. Anterior margin of clypeus narrowly brownish yellow, anterior margin of labrum brownish.

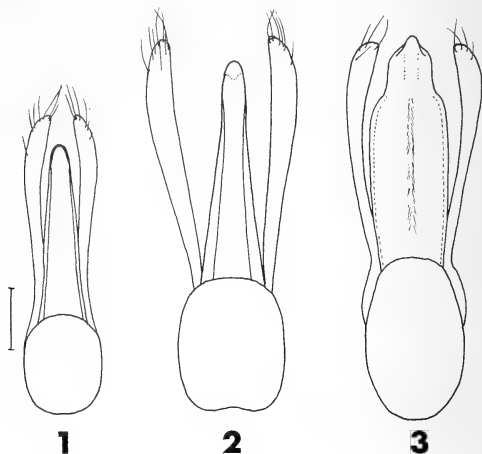
Length: 6.7 mm.

♂-holotype: Pakistan: Swat Region: Guhral Spring, 17.VII.1968.

Head small and narrow (40), eyes large but not conspicuously prominent, temples nearly two thirds of the length of eyes, not prominent. Frons obliquely impressed on vertex, with two anteriorly divergent lateral furrows in about a distance which is equal to that to each inner eye margin, posteriorly the furrows are connected by a very narrow, elevated, transverse ridge. Distance between ocelli much wider than that from each ocellus towards inner eye margin. Punctuation moderately fine and moderately dense, interstices mostly about equal to diameter of a puncture.

Antennae long and slender, all the segments much longer than broad.

Pronotum distinctly transverse, broader than long (59:50), strongly rounded and dilated in front and strongly contracted behind, anterior angles rounded, posterior angles rectangular with a moderately deep impression nearby, disc with the median line narrowly smooth in posterior half and with a distinct postero-



FIGS. 1-3.

Edeagus of *Geodromicus torrentis* n. sp. (holotype) (1)—
G. affinis Cam. (holotype) (2) and *G. championi* Cam. (type) (3).
Scale = 0.1 mm

medial impression before posterior margin. Punctuation distinctly coarser than that of head but denser, interstices mostly as large as half the diameter of a puncture, at places equal to diameter of punctures.

Scutellum with a broad impression which is limited anteriorly by a transverse line, smooth posteriorly.

Elytra slightly broader than long (90:87), a little widened behind, posterior angles equally rounded, posterior margin shallowly and broadly triangularly emarginated (sutural length: 74). Punctuation slightly coarser than that of the pronotum, punctures somewhat longitudinally prolonged, interstices mostly slightly larger than half the diameter of a puncture.

Abdomen with five segments exposed, finely and moderately densely punctured, tergite 3 with distinct lateral areas which are densely coriaceous.

Legs moderately slender, posterior tarsi about half the length of the metatibiae, 1st segment about as long as 2nd, 4th segment with its ventral lobe distinctly longer than 3rd, 5th segment about as long as segments 1-3 together.

Fore parts without distinct reticulation (at 80 \times). Abdomen distinctly reticulated.

Male: 8th sternite with a moderately broad and shallow emargination posteriorly. Edeagus (fig. 1).

Geodromicus torrentis n. sp. is distinguished from *G. affinis* Cam. (type !) by its blackish colouration (*affinis*-type is reddish brown, possibly because specimen is not fully mature), more slender last antennal segments, coarser punctation of frons, distinctly coarser and denser punctation of the pronotum (in *affinis* all interstices are large than diameter of punctures), denser punctation of elytra and abdomen, and the edeagus (fig. 2), from *G. championi* Cam (type !) by sparser punctation of the head, the distinct transverse ridge at posterior margin of the impression of vertex, less prominent temples, sparser punctation of the pronotum, lacking groundsculpture of the pronotum, less rectangular posterior angles of elytra and more rounded sutural angle, slightly sparser punctation of elytra, and the edeagus (fig. 3), from *G. consors* Cam. (φ -holotype !) by darker legs, less broad head, sparser punctation of frons, darker basal segments of antennae, coarser and denser punctation of the pronotum, shorter elytra (*consors*: width of elytra: length of elytra = 89:93), shorter 5th segment of the metatarsi, and the length, from *G. peraffinis* Cam. (φ -holotype !) by larger eyes which are less prominent, shorter temples, less broad head (*peraffinis*: head: elytra = 44:96), broader and more robust pronotum (*peraffinis*: width of pronotum: 55), coarser and much denser punctation of the pronotum, missing lateral furrows of the pronotum, distinct posteriomedial impression of the pronotum, and denser elytral punctation.

Holotype in the Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

REFERENCES

- CAMERON, M. 1930. The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Coleoptera, Staphylinidae I. London, pp. 1-471.
CAMERON, M. 1934. Yale North India expedition. Report on Coleoptera of the family Staphylinidae. *Mem. Conn. Acad. Arts Sci.* 10: 17-21.
CAMERON, M. 1945. Descriptions of new Staphylinidae (Coleoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)* 14: 63-69.

Adresse de l'auteur :

Limnologischen Fluss-Station
des Max-Planck-Instituts für Limnologie
Postfach 102
D-6407 Schlitz
Deutschland

Revue suisse Zool.	Tome 80	Fasc. 2	p. 521-542	Genève, août 1973
--------------------	---------	---------	------------	-------------------

Verhaltensstudien an *Serrasalmus nattereri*

von

K. ZBINDEN

Mit 6 Textabbildungen und 2 Tafeln.

INHALT

EINFÜHRUNG UND PROBLEMSTELLUNG	522
1. Systematik	522
2. Vorkommen und Verbreitung	523
3. Natürliches Habitat	524
4. Fortpflanzung	524
5. Krankheiten	524
6. Wachstum	525
7. Schwimmverhalten	527
8. Orientierung, Sinneswahrnehmung	527
9. Fressverhalten	528
10. Aktivitäts- und Ruheperioden	530
11. Lernfähigkeit und Ortskenntnis	532
12. Soziale Ordnung, Schwarmgefüge, Territorium	533
13. Interspezifische Beziehungen	537
DISKUSSION	537
ZUSAMMENFASSUNG, SUMMARY, RÉSUMÉ	538
LITERATUR	541

EINFÜHRUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Meine Absicht beim Verfassen vorliegenden Aufsatzes war, eine erste allgemeine Übersicht über das Verhalten des im Amazonasgebiet häufig vorkommenden Sägesalmlers *Serrasalmus nattereri* zu geben. Ausgewählt wurde diese Art, weil ein geeignetes Aquarium zur Verfügung stand und die Untersuchung der Fressgewohnheiten und der Schwarmordnung einige interessante Ergebnisse versprach. Da der Fisch in den südamerikanischen Gewässern eine äusserst wichtige Funktion innehat, heute aber vielerorts mit Giftmitteln bekämpft wird, war auch ein tieferliegendes Motiv für eine Untersuchung gegeben. In späteren Arbeiten hoffe ich, auf wichtige Teilgebiete näher eingehen zu können.

Über Sägesalmler sind nur wenige wissenschaftliche Arbeiten veröffentlicht worden. Mir sind über Piranhas im Besonderen folgende Abhandlungen bekannt: eine sehr ausführliche, systematisch gerichtete Arbeit von GÉRY (1969), eine über den Blutglucosespiegel und dessen Zusammenhänge mit den Fressperioden bei *Rooseveltiella nattereri* (BELLAMY, 1968), eine über das Schutzverhalten des Welses *Hassar orestis* gegen die Angriffe von Piranhas (MARKL, 1969) und eine vierte über die Fortpflanzung von *Serrasalmus nattereri* (HONEGGER, 1971). Über das Verhalten der Piranhas und die Beziehungen zu anderen Fischarten fand ich keine Publikationen ausser einem Artikel von GEDASCHKE (1971). Auch bei den Untersuchungsmethoden war ich auf eigene Überlegungen angewiesen, da auch keine Arbeit über das Schwarmverhalten von Salmlern vorlag.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. G. Pilleri, Direktor des Hirnanatomischen Institutes, Bern, meinen aufrichtigen Dank dafür aussprechen, dass er mir den Arbeitsplatz und die notwendigen Geräte zur Verfügung gestellt hat. Ebenfalls herzlich danken möchte ich Herrn Dr. J. Géry für die Artbestimmung und die Zusendung seines Manuskripts. Herr R. Honegger hat mir freundlicherweise Auskünfte über die Fortpflanzung erteilt und einen Schwarm Jungfische überlassen. Ergänzende Informationen verdanke ich Herrn Warmbrodt vom Tierpark Bern.

1. SYSTEMATIK

Serrasalmus nattereri (Kner, 1860)¹ ist eine Art aus der Unterfamilie Serrasalminae, die mit den zwei Unterfamilien Catoprioninae und Myleinae die Familie der Serrasalmidae bildet. Die Familie gehört zur Unterordnung der Characoidei, welche ihrerseits der Ordnung Ostariophysi untersteht (GÉRY, 1969).

¹ Wie uns Herr Dr. J. Géry mitteilte, war es ihm nicht möglich, ohne Angabe des Fangortes eine absolut sichere Bestimmung der Art vorzunehmen. Es besteht zumindest auch die Möglichkeit, dass es sich bei den untersuchten Exemplaren um *S. notatus* (nur in Venezuela verbreitet) oder um *S. ternetzi* (Paraguay) handelt.

Die Untergattung *Taddyella* scheint die aggressivste innerhalb der vier Untergattungen *Pygopristis*, *Pristobrycon*, *Serrasalmus* und *Taddyella* zu sein, die zusammen die einzige Gattung (*Serrasalmus*) der Familie der Serrasalminae ergeben. Die Gattung *Serrasalmus* wird im Volksmund und in der Eingeborenen-sprache einfach mit „Piranha“ (= span.) bezeichnet. In älteren Abhandlungen wird in diesem allgemeinen Sinne auch öfters der Name „Piraya“ verwendet.

Die einzelnen *Serrasalmus*-Arten sind schwer zu unterscheiden und *in vivo* kaum zu bestimmen. Für die ganze Untergattung *Taddyella* gelten folgende äusserlichen Hauptmerkmale (Taf. I, A):

- Allgemein kräftiger Körperbau; Körper höher als breit, gleicht in der Seitenansicht annähernd einem Rhombus.
- Die Kopfpartie kann bis zu einem Drittel der Körperlänge einnehmen; Augen relativ gross; Gebiss sehr stark entwickelt, von wulstförmig vorgeschobener Unterlippe verdeckt, Maul leicht oberständig; deutlich ausgeprägte Riechgruben.
- Kräftige Schwanzflosse (Sprinter); Afterflosse schräg aufwärts führend, längsgezogen, schmal; Rückenflossenansatz ungefähr in der Mitte der Rückenlinie; Fett- und Bauchflossen schwach entwickelt, Brustflossen relativ grossflächig (Erhaltung des Gleichgewichts).
- Geschlechter äusserlich nicht unterscheidbar.

2. VORKOMMEN UND VERBREITUNG

Die Piranhas sind ausschliesslich in Südamerika beheimatet, dort aber im ganzen Amazonas-Stromgebiet vertreten. Man findet *Serrasalmus nattereri* sowohl in den Flussarmen, als auch in Lagunen, oft in unmittelbarer Nähe menschlicher Siedlungen. Die Fische können in grossen Schwärmen zu mehreren Hundert oder gar Tausend Exemplaren auftreten. Dank der starken Dezimierung des Kaimans (eines ihrer wenigen natürlichen Feinde) ging die Zahl der Piranhas z. B. in den brasilianischen Flüssen stark zurück (FITTKAU, 1970). Vermutlich folgte auf eine anfänglich rapide Zunahme der Fisch- und damit auch der Piranha-bestände, ein plötzlicher Zusammenbruch (ökolog. Kollaps), worauf die noch zahlreich vorhandenen Sägesalmler auf neue Nahrungsquellen ausweichen mussten. Sie traten infolge der Abfallansammlungen in der Nähe menschlicher Siedlungen in Massen auf und wurden so auch für den Menschen gefährlich. Daraufhin wurde versucht, sie mittels chemischer Giftstoffe auszurotten und damit wurde das biologische Gleichgewicht noch stärker beeinträchtigt. Neuerdings sollen nord-amerikanische Fische („black bass“) ausgesetzt worden sein (SACASE, 1971), von denen man hofft, dass sie die Piranhas dezimieren möchten. Es sollte bei derartigen

Versuchen jedoch beachtet werden, dass ein Verschwinden der Piranhas mit grösster Wahrscheinlichkeit nicht ohne schwere Folgen für die brasilianischen Gewässer sein wird.

3. NATÜRLICHES HABITAT

Serrasalmus nattereri der Flüsse und Lagunen bewohnt, scheint keinen der drei von SIOLI (1965) aufgestellten Flusstypen (Klar-, Schwarz- und Weisswasser) besonders zu bevorzugen. Die Gewässer sind verhältnismässig arm an Nährstoffen (knapper Kreislauf) und dementsprechend fehlt es auch an besonders reichlichem Pflanzenbewuchs (SIOLI, 1968; FITTKAU, 1970). Überhängende Uferpartien werden wahrscheinlich als Standplatz besonders bevorzugt; daher das plötzliche Auftauchen grosser Schwärme von Piranhas in einem scheinbar fischleeren Fluss.

4. FORTPLANZUNG (s. auch GÉRY, 1969, S. 86-88)

Die Zucht und Aufzucht von *Serrasalmus nattereri* ist bereits in Cincinnati (ZAHN, 1970) und in Zürich (HONEGGER, 1971) gelungen. HONEGGER gibt an, dass die Tiere Brutpflege betreiben. Dem Ablaichen sollen z.T. heftige Beissereien vorausgehen. Am Ende des Dottersackstadiums (4. Lebenstag) hatten die Jungen eine Länge von 7—8 mm. Im 8. Altersmonat massen die grössten Exemplare 12 cm. Nach dem 2. Monat stellte HONEGGER zunehmenden Kannibalismus fest.

5. KRANKHEITEN

Nach meinen bisherigen Erfahrungen, die auch von Zoos (Frankfurt, Tierpark Bern) bestätigt wurden, scheint *Serrasalmus nattereri* immun zu sein gegen jegliche Art von Pilzkrankungen, sowie Flossenfäule und Augenmycose. Unsere 14 Exemplare schwimmen jetzt gegen 1½ Jahre lang in einem stark verpilzten Becken, wurden jedoch auch bei Bissverletzungen nie von Krankheiten befallen. Sogar die Verfütterung von verpilzten Fischen hat ihnen nie geschadet. In einer Zoohandlung waren Sägesalmler zu sehen, welche grosse Bissverletzungen von Artgenossen aufwiesen, die dennoch ohne Verpilzungen relativ rasch zuheilten. Diese Immunität weist, wie übrigens auch das Fressverhalten, auf die wichtige Rolle hin, die diese Fische im ökologischen System spielen. Ihre Funktion als „Gesundheitspolizei“ der amazonischen Süsswässer findet auch im Meer eine Parallele in den räuberischen Haien. Ebenso wie diese scheint der Piranha auf dem Fleischsektor Allesfresser zu sein, denn er frisst sowohl lebendige als auch tote Fische und Säugetierfleisch. Als solche nehmen sie, wie schon erwähnt, bei der Erhaltung des biologischen Gleichgewichts eine sehr wichtige Stellung ein. Wenn die Bestände übermässig anwachsen oder sich verringern, so deutet dies,

wie in Amazonien, auf eine Störung dieses Gleichgewichts hin. Durch unzweckmässiges Eingreifen des Menschen (Ausrottung der natürlichen Feinde, Anhäufung von Abfallstoffen und die sich daraus ergebenden Folgen für den Fischbestand) ist heute die gesamte Flussfauna und -flora Südamerikas in unmittelbarer Gefahr (SIOLI, 1968; FITTKAU, 1970).

EIGENE UNTERSUCHUNGEN

Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf Studien an einem Schwarm von 14 Exemplaren der Art *Serrasalmus nattereri*. Das Becken hat einen Inhalt von ca. 2000 l und misst $3,8 \times 0,9 \times 0,7$ m. Das Wasser wird über einen Kreisel-pumpenfilter (Eheim für 500 l) gefiltert, belüftet und auf einer Temperatur von $23-27^{\circ}\text{C}$ gehalten. Die Beleuchtung besteht aus vier 40-Watt Leuchtstoffröhren, davon zwei Spezialröhren für üppigen Pflanzenwuchs. Das Wasser suchten wir durch Ansäuerung über Torf (GEISLER, 1964) im pH-Bereich von 5,5–6,5 zu halten. Die Karbonathärte liegt um 0,35–3,0 dH.

Die Beckeneinrichtung setzt sich im Wesentlichen aus dem geschichteten Bodengrund (Torf- und Sandschicht) sowie einigen Granitplatten und Wurzeln zusammen, die etwa mangrovenartig angeordnet sind und den Fischen Deckung bieten. Das Becken erhält auf der einen Hälfte am späten Nachmittag im Durchschnitt etwa eineinhalb Stunden lang direkte Sonnenbestrahlung. Pflanzen wurden mit Absicht nur solche aus dem Amazonas-Gebiet eingesetzt (*Bacopa*, *Echinodorus*, *Vallisneria*), hielten aber im Grossen und Ganzen nicht sehr lange, sondern wurden trotz häufiger Reinigung von Schimmelpilzen oder Blaualgen überwuchert und faulten ab. Es ist zu empfehlen, aus Rücksicht auf die Pflanzen für den Bodengrund an Stelle des Sandes gröberen Quarzkies zu verwenden.

Das grösste Problem in Bezug auf die Erhaltung gesunden Wassers war die Entfernung überschüssiger Stoffwechselendprodukte wie Ammoniak, Nitrit und Nitrat. Die einzige wirklich befriedigende Lösung ist das teilweise Ersetzen des Beckenwassers durch aufbereitetes Frischwasser; das ist trotz der hohen Herstellungskosten von destilliertem Wasser immer noch billiger als dauernde Filterung über Aktivkohle. Gute Resultate erzielten wir immerhin bei Filterung über eine Aktivkohle der Firma „Techfina“ in Genf (Pittsburgh Activated Carbon). Gefüttert wurden meist tote Weissfische.

6. WACHSTUM

Im März 1970 setzten wir 10 Piranhas von ca. 6 cm Länge (Bezugsort: Zoo Zihler ZH) in ein 200 l Becken. Nach etwa einem Monat wurden sie ins grosse Becken übersiedelt. Anfangs waren die Tiere sehr scheu und versteckten sich in

den unmöglichsten Stellungen unter Steinen und hinter Wurzeln. Erst im Laufe mehrerer Wochen wurden die Fische zutraulicher. Typisch für den Schwarm von Jungtieren ist die fehlende Schwarmordnung. Ebenso war im Wachstum ein deutliches Nachlassen der der Jugendform eigenen Aktivität, die sich in ständigen Stellungswechseln äussert, festzustellen. Das Wachstum war zudem durch folgende Körper- und Farbveränderungen charakterisiert:

- Wachstum um 6—7 cm (von ca. 6 cm auf ca. 12—13 cm) in 3 Monaten.
- Die wulstförmig vorgeschobene Unterlippe, bei den Jungtieren kaum festzustellen, ist erst ab einer Körperlänge von 10—13 cm ausgeprägt.
- Die deutliche Jugendfärbung (schwarze Punkte auf den Flanken, rot und schwarz gerandete Flossen, bes. die Schwanzflosse, Abb. 1) geht im Laufe

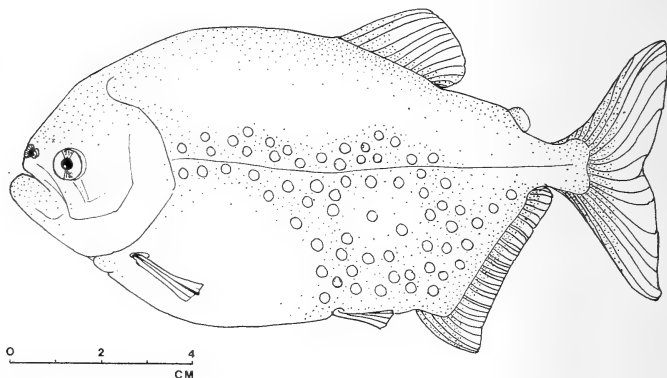


ABB. 1.

Serrasalmus nattereri, Jungtier.

des Wachstums stark zurück und weicht einer einheitlichen, silbergrauen Färbung mit dorsalen Glimmerpartien. Bei Geschlechtsreife erscheint die ganze Bauchpartie in einem rötlichen Schimmer.

Am 19. Juni 1970 setzten wir vier weitere Piranhas von 6 cm Länge zu den 10 bereits vorhandenen, zu diesem Zeitpunkt etwa 10—13 cm langen Exemplaren, worauf sich die vier erstaunlich schnell in die Schwarmordnung einfügten. Weitere 3 Monate später hatten sie beinahe dieselbe Grösse erreicht wie die Alteingesessenen. Dies entspricht einer Grössenzunahme von 9 cm in 3 Monaten.

Die Stärke des Wachstums hängt natürlich von der bereitgestellten Nahrungsmenge ab. In der obengenannten Wachstumsperiode hingen ständig Futterfische im Becken.

7. SCHWIMMVERHALTEN

Das Schwimmverhalten verändert sich in wesentlichen Punkten während des Wachstums: das allgemein nervöse und schreckhafte Schwimmverhalten bei eingewöhnten Jungtieren ändert sich bei adulten Tieren in der Weise, dass der Schwarm allmählich feste Schwarmformationen annimmt und häufiger über längere Zeit hinweg am gleichen Ort „steht“. Bei jungen Tieren waren keine oder nur kleine, höchstens 3 Stück zählende, temporäre Verbände zu beobachten.

Die Schwimmweise jedoch ist bei Jungtieren und Elterntieren kaum verschieden. Hauptantriebsorgan ist die Schwanzflosse. Richtungsänderungen erfolgen durch koordinierte Schläge der Brustflossen und kräftige Flossenschläge aus der Schwanzwurzel heraus, so dass Änderungen der Bewegungsrichtung meist ruckartig vor sich gehen. Brust-, Rückenflossen und die Bauchflossen, die sehr schwach ausgebildet sind (Kennzeichen frischschwimmender Fische), dienen der Erhaltung des Gleichgewichts. Partialschwingungen der Aussenpartien der Schwanzflosse tragen ebenfalls dazu bei. Die relativ grossflächige Afterflosse ermöglicht eine gute Richtungsstabilität beim Schwimmen (Seitenflächenvergrösserung). Schon die Tatsache, dass der grösste Teil der Flossenfläche auf das hinterste Körperdrittel konzentriert ist, weist darauf hin, dass die Piranhas, vergleichbar dem einheimischen Hecht, eindeutig zu den Sprintern unter den Fischen zu zählen sind. Die Fähigkeit zu kurzzeitiger beträchtlicher Beschleunigung korreliert mit einer ausgesprochen heftigen Schreckreaktion. Die Atemtätigkeit scheint im Vergleich mit anderen Fischen überdurchschnittlich rege zu sein. Diesen Punkt habe ich jedoch noch nicht weiter verfolgt.

Beim Schwimmen verkürzen sich die Abstände zwischen den Atembewegungen beträchtlich.

8. ORIENTIERUNG, SINNESWAHRNEHMUNG

Rein äusserlich stellt man fest, dass Augen und Geruchsorgane sehr gut ausgebildet sind. *Serrasalmus nattereri* dürfte jedenfalls zu den Makrosmaten unter den Fischen zu zählen sein (v. FRISCH, 1941). Wie weit auch der Geschmacksinn beim Auffinden von Futter ausschlaggebend ist, muss noch untersucht werden.

Die optische Reaktion ist ausserordentlich differenziert. Bei Jungtieren (ca. 7 cm) lag die Fluchtdistanz bei optischen Reizen um ca. 2–2,5 m bei seitwärts bewegtem, grossem Gegenstand und ca. 1,5 m Distanz bei Annäherung eines unbewegten grossen Gegenstandes. An 20–23 cm langen Exemplaren, die für den beschränkten zur Verfügung stehenden Raum als adult angesehen werden können, beobachtete ich eine Fluchtdistanz von ungefähr 3 m bei hastigen

Armbewegungen. Bemerkenswert ist, dass sich die Fische an die weissen Mäntel die im Institut getragen werden, gewöhnt haben. Im weissen Mantel lässt sich ohne weiteres nahe am Aquarium vorbeigehen oder den Fischen beim Fressen zuschauen, ohne dass diese Angst zeigen. Bei Annäherung in dunkler Kleidung jedoch, setzt die Fluchtreaktion schon früh ein. Es wird noch zu untersuchen sein, ob die Fische die Unterscheidung nach Helligkeitsstufen oder Farbunterschieden vornehmen. Tote Futterfische scheinen in erster Linie optisch geortet zu werden. Bei lebendigen Fischen besteht noch die Möglichkeit, dass Druckschwingungen vor allem ausschlaggebend sind. Zumindest bemerkenswert finde ich den Umstand, dass bei *Serrasalmus nattereri*, der meist im trüben Wasser lebt, der optische Apparat so gut entwickelt ist.

Dass die Fische auf Druckschwingungen empfindlich sind, zeigt sich besonders beim Fressen (s.d.), aber auch bei Druckstössen die entstehen, wenn man auf den Boden klopft. Solche Störungen lösen schon bei sehr niedrigem Reizpegel Fluchtreaktionen aus. Nach MARKL (1971) besitzt *Serrasalmus nattereri* einen Schwimmblasenmechanismus mit dessen Hilfe er Trommellaute erzeugt, wenn man ihn festhält. Die biologische Bedeutung der Schallerzeugung konnte noch nicht geklärt werden. MARKL vermutet jedoch eine Funktion im Fortpflanzungs- oder Brutpflegeverhalten. Bei eigenen Versuchen mit Hydrophon und Aufnahmegerät wurde bei freischwimmenden Fischen in keinem Fall Schallerzeugung festgestellt.

9. FRESSVERHALTEN

Einige Beobachtungen an Jungtieren weisen auf eine geruchliche Ortung der Beute hin: Das Becken in dem gefüttert wurde, war an eine Eheim-Kreiselpumpe angeschlossen, so dass eine kontinuierliche Wasserströmung entstand. Sobald mittels einer Pipette ein wenig Trockenfutterlösung eingebracht wurde, stellten sich die Fische gegen die Strömung und versuchten die Geruchsquelle zu finden.

Grössere Tiere, an denen die meisten Beobachtungen vorgenommen wurden, zeigten schon kurze Zeit nach Einhängen toter Futterfische eine deutlich gesteigerte Nervosität, die sich schliesslich bis zu Bissversuchen steigerte. Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass *Serrasalmus nattereri* seine Beute sowohl optisch, als auch geruchlich (geschmacklich?) zu orten vermag. Inwiefern Druckschwingungen, die von der Schwanzflosse eines Fisches erzeugt werden, zu dessen Auffinden beitragen, muss noch experimentell ermittelt werden. Bezeichnend ist die Tatsache, dass die Piranhas unter geeigneten Umweltsbedingungen, d.h. wenn im bewohnten Lebensraum keine unnatürlich grosse Populationsdichte herrscht und genügend Futter vorhanden ist, nur Fische angreifen, die sich nicht normal verhalten.¹ So

¹ Bestätigt die Angabe von GEDASCHKE, zit. GÉRY, 1969.

schwamm z.B. monatelang ein Schwarm Karpfen im selben Becken wie die Piranhas. Die Karpfen wurden nie massiv attackiert; sie konnten den Sägesalmern buchstäblich in einer Entfernung von 10 cm „vor der Nase umherschwimmen“. Allerdings wurden von einzelnen Piranhas immer wieder kurze Ausfälle auf Karpfen gemacht, die sich zu nahe herangewagt hatten. Diese Jagdausflüge, die zumeist in den Aktivitätsperioden vor den Fressenszeiten vorkamen, wurden jedoch stets abgebrochen, wenn der Karpfen normale Fluchtreaktion zeigte. Erst nach Erreichen einer gewissen Körperfülle, die Länge der Fische betrug zu diesem Zeitpunkt meist etwa 13 cm, und dem Verlust der Wendigkeit, die vonnöten war, um den Einzelausfällen zu entgehen, wurden die Karpfen Opfer der Fresslust ihrer Beckengenossen (Taf. II, A, B). Über 3 Monate lang hielt sich auch ein Schwarm junger Rotfedern im Becken (7 Ex.), ohne attackiert zu werden.

Sobald jedoch ein Aalet eingebracht wurde, der infolge raschen Temperaturwechsels Gleichgewichtsstörungen zeigte, attackierten die Salmmer innert kürzester Frist.

Die Angriffe werden stets auf die hintere Körperpartie des Opfers und dessen Flossen geführt, vermutlich um es gerade zu Beginn seiner Schwimmfähigkeit zu berauben. Es ist bemerkenswert, dass die Fische beim Fressen immer sehr vorsichtig vorgehen. Ein 150-W Scheinwerfer, in einiger Entfernung vom Aquarium aufgestellt, hinderte die Tiere einen ganzen Nachmittag lang daran, tote Futterfische anzugehen.

Bei dem beobachteten Schwarm in klarem Wasser und bei normal beleuchtetem Becken, kann keine Rede sein von blindwütigen Attacken auf jegliches Getier, wie es den Piranhas häufig nachgesagt wird. Es wird natürlich zu untersuchen sein, inwiefern sich dieses Verhalten ändert, wenn der Schwarm mehrere Hundert oder gar Tausend Tiere umfasst, die sich in unsichtigem, trübem Wasser befinden.

Bei unseren Tieren waren vor der eigentlichen Attacke immer einige Scheinangriffe zu beobachten, die offenbar der Erniedrigung der Reizschwelle für den Angriffsmechanismus dienen. Die Zahl der Scheinangriffe kann sehr stark variieren und hängt von den momentanen Umweltsbedingungen ab (Störpegel, Wetter, etc.).

Die eigentliche Attacke erfolgt durch ein einzelnes Tier, nach dessen erstem Biss die Schwarmgenossen nachziehen. Zudem fressen die Sägesalmmer nie miteinander, sondern stets nacheinander, was dem Bewegungsablauf das Aussehen eines Karussellspieles gibt, da die Vorderen sich nach dem Biss den Hinteren wiederum anschließen. Der Erstbiss scheint hier also die Rolle des Auslösers für den Angriff der übrigen Tiere zu spielen. Futterneid war gegenüber den Schwarmgenossen nicht festzustellen.

Pro Attacke wird von den Piranhas nur *ein* Fisch angegriffen, auch wenn am selben Haken noch weitere Fische hängen. Die Dauer einer Attacke liegt

zwischen 5 und etwa 20 sec, oder mehr, wenn die Fische besonders Hunger haben die Bissdauer beim einzelnen Tier um 2 sec.

In einem Tag werden von 14 zwischen 19 und 23 cm langen Piranhas (Wachstumsperiode) ca. 3 Fische von 15 cm Länge bewältigt.

Angebracht finde ich an dieser Stelle den Vergleich der Angriffsart mit derjenigen der Haie oder besser noch der Barrakudas. Wir finden hier dieselbe zögernde Unsicherheit vor dem Angriff und dieselbe Unberechenbarkeit des Zeitpunktes des Angriffs (EIBL-EIBESFELDT, 1964).

Es hat sich gezeigt, dass unsere Piranhas den ganzen Tag über zum Fressen bereit waren, die Fresslust jedoch am Morgen zwischen 8 und 9 Uhr und am Nachmittag zwischen 16.30 und ca. 17.30 ein deutliches Maximum aufweist. Diese Tatsache, auf die schon BELLAMY (1968) hingewiesen hat, lässt sich eventuell auf täglich wiederkehrende Schwankungen im Hormonhaushalt oder des Glukosespiegels im Blut zurückführen (BELLAMY). Diese Maxima scheinen mit den Schwerpunkten der Tagesaktivität zusammenzuhängen, was den Anlass gab, die Aktivitäts- und Ruheperioden zu untersuchen.

10. AKTIVITÄTS- UND RUHEPERIODEN

Die Dauer und Häufigkeit der Aktivitätszeiten liess sich leicht feststellen, indem man mit der Stoppuhr diejenigen Perioden im Tagesablauf mass, in denen der Schwarm in Ruhe war, d.h. die Fische keine Standortwechsel vornahmen. Dieses Verfahren liess sich kombinieren mit der Ermittlung der Schwarmformationen und der Stellungen bestimmter Tiere innerhalb des Schwarms.

Voraussetzungen:

- Die *Ruheperiode* ist eine Zeitspanne, in der die Schwarmordnung stabil ist, d.h. die Fische auf ihren Standplätzen „stehen“.
- Die *Aktivitätsperiode* wird eingeleitet durch einen auf Drohen erfolgten Standortwechsel. Es ist keine feste Schwarmformation mehr vorhanden.

Vorgehen:

1. Stoppen eines ganzen Tagesablaufes (8—18 Uhr) mit der Uhr.
2. An mehreren folgenden Tagen wiederholtes Stoppen während einer bestimmten, gleichbleibenden Tageszeit zur Untersuchung der Konstanz der gemessenen Werte in kleineren Zeiträumen.
3. Periodische Untersuchungen zu bestimmten festen Tageszeiten über einen längeren Zeitraum hinweg (Veränderlichkeit der Aktivitätsschwerpunkte mit dem Wachstum).

4. Dabei werden zusätzlich immer Schwarmschema (Stellung der Einzeltiere im Schwarm während der Ruheperioden), räumliche Schwarmteilungs verhältnisse und sonstige Beobachtungen wie Umweltsbedingungen, Fütterungszeiten etc. notiert.
5. Auswertung und Diagramme.

Resultate:

1. Aus der Beobachtung ging deutlich hervor, dass zumindest die durchschnittliche Dauer der Ruhe- und Aktivitätsperioden stark von den Aussenbedingungen (Sauerstoffgehalt) abhängt.

An einem Tag wurde von den Fischen jegliche Störung ferngehalten, an weiteren Tagen jedoch bei normaler Störungsintensität (das Becken steht in einem Raum in dem noch andere Tiere untergebracht sind) gestoppt. Am

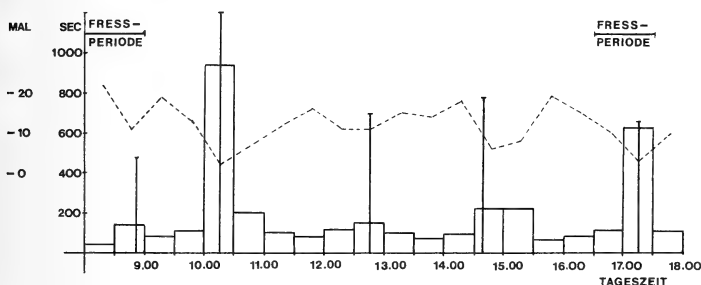


ABB. 2.

Diagramm der Ruhe- und Aktivitätsperioden (Versuchsergebnis vom 7.4.71).

Mittelwerte der Ruhedauer in Intervallen von 30 min.

T: Spitzenwerte. Mal: Anzahl Ruheperioden in 30 min.

„störungsfreien“ Tag ging die Dauer der Ruhepausen massiv in die Höhe, sie war fast doppelt so lang wie an normalen Tagen, während die Verteilung von Ruhe- und Aktivitätsperioden nahezu dieselbe blieb.

2. Mit fortschreitendem Wachstum war eine Tendenz in Richtung Verlängerung der mittleren Dauer der Ruheperioden festzustellen.
3. Mit grosser Regelmässigkeit erfolgte ca. alle 2–2½ Stunden eine überdurchschnittlich lange Ruhepause, die meist eine Dauer von 10–15 min aufwies, sich aber in seltenen Fällen auch bis 20 min ausdehnte. Jeder längeren Ruhepause folgte in der Regel eine rege Aktivitätsperiode (Abb. 2).

Diese Versuchsergebnisse wurden qualitativ durch Beobachtungen und sporadische Messungen an weiteren Tagen, bei üblichem Störpegel, bestätigt.

Aus dem Diagramm (Abb. 2) ist ersichtlich, dass den bevorzugten Fressperioden morgens und abends stets eine Periode relativ hoher Aktivität vorausgeht. Auch wenn die Fische nicht gefüttert wurden, traf die Aktivitätsperiode zur üblichen Zeit ein. Den bevorzugten Fresszeiten folgten meist besonders lange Ruhepausen.

Die Aktivitätsperioden vor den Fütterungszeiten zeigen einen qualitativen Unterschied zu den übrigen A.p.; Ausfälle und Drohungen richten sich nicht gegen Artgenossen, sondern häufiger gegen im Becken vorhandene fremde Fischarten, vor allem die Futterfische, oder wandeln sich in nervöses, zielloses Umherstreifen. Bei Aktivitäten zwischen den Fresszeiten handelt es sich jedoch meist um Rangstreitigkeiten. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass bei gefangen gehaltenen *Serrasalmus nattereri* ein recht strenger Wechselrhythmus der Aktivitäts- und Ruheperioden besteht.

11. LERNFÄHIGKEIT UND ORTSKENNTNIS

Die beobachtete Piranha-Art ist imstande, sich ihre Umgebung mindestens kurzfristig einzuprägen. Schon geringfügige Änderungen in und ausserhalb des Aquariums bewirken eine über längere Zeit hinweg andauernde Angstreaktion. Die Fische hatten sich an den Futterplatz in der linken Hälfte des Beckens gewöhnt. Schwarmstandort war zu jener Zeit die rechte Beckenhälfte. Als nun die Futterfische in die rechte Hälfte umgehängt wurden, wechselten die Salmier ihren Standort und wagten sich erst nach einem relativ langen Zeitraum wieder in die rechte Hälfte des Aquariums. Auch wenn sonst etwas an der Beckeneinrichtung geändert, z.B. die Wurzeln umgeschichtet wurden, auch wenn dies in nur geringfügigem Masse geschah, veränderte sich das Verhalten der Fische. Die Schwarmordnung war auf diese Weise leicht zu beeinflussen, ebenso kam es vor, dass der Ruhe-Aktivitätsrhythmus gestört wurde.

Das Knacken und die Bewegung beim Einschalten eines Tonbandgerätes hinderte die Tiere überhaupt daran, die Futterfische anzugehen. Die Zahl der vorzeitig abgebrochenen Angriffe war unverhältnismässig hoch. Deutlich konnte ich beobachten, dass das Auslösetier beim zweiten und bei den folgenden Versuchen schon vor dem Einschalten des Tonbandgerätes mit grösserer Vorsicht vorging als sonst üblich war. Schon erwähnt wurde, dass eine Gewöhnung an weisse Arbeitskleidung erfolgte.

Da für die genauere Untersuchung der Lernfähigkeit einige interessante Anhaltspunkte gegeben sind, wäre eine experimentelle Studie zu begrüssen.

12. SOZIALE ORDNUNG, SCHWARMGEFÜGE, TERRITORIUM

Aus den Versuchen zur Ermittlung der Aktivitätsperioden ging hervor, dass innerhalb des Schwarmes eine bestimmte Ordnung besteht, die sich aber im Laufe der Zeit verändert. Die Einzeltiere formieren sich in einer Weise, die sich aus der Rangordnung ergibt, zum Schwarm. Es ist stets eine Hauptachse erkennbar, nach der sich die Fische, die sich im Schwarmkern befinden, ausrichten.

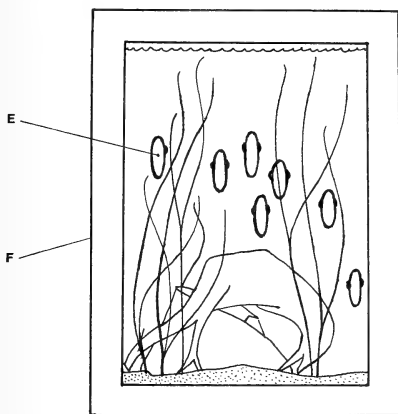


ABB. 3.

Stellung des „Einäugigen“ zum Schwarm.
F: Frontscheibe.

Stellungswechsel ergeben sich bei Drohungen und Rankämpfen. Dazwischen finden sich Ruheperioden, in denen das Schwarmgefüge stabil ist.

Die Schwarmordnung scheint im Aquarium optisch determiniert zu sein. Einen Anhaltspunkt dazu lieferte die Tatsache, dass ein einseitig blindes Exemplar sich stets in einer Stellung zum Schwarm befand, in der es diesen mit seinem einen Auge überblicken konnte (Abb. 3).

Der Schwarm als Ganzes beansprucht ein Territorium, das sich aus der Beckeneinrichtung ergibt.

Die Fische gruppieren sich vor allem um Wurzeln und Pflanzen. Dieses Territorium blieb über Monate hinweg dasselbe, wenn die Einrichtung des Aquariums nicht geändert wurde. In ca. halbjährlichen Abständen verschob

sich das Schwarmzentrum in der Horizontalen um 40—50 cm (Abb. 4). Der Abstand des Schwarmes vom Boden des Aquariums weist eine eigene Gesetzmässigkeit auf. Er ist variabel um ca. 20 cm während des Tages. Stets jedoch steht der Schwarm in einem Raum, der oben 20—25 cm unter der Wasseroberfläche und unten 25—30 cm über dem Boden abschliesst. Im allgemeinen steht der Schwarm nachmittags tiefer als am Morgen und ist mehr in die Länge gezogen. Kurz vor und nach dem Füttern sowie bei starker Erregung sind die Fische meist dicht über dem Bodengrund anzutreffen. Es ist bemerkenswert, dass eine ähnliche Verteilung im Raum schon bei Jungfischen derselben Art beobachtet worden ist (HONEGGER, 1971).

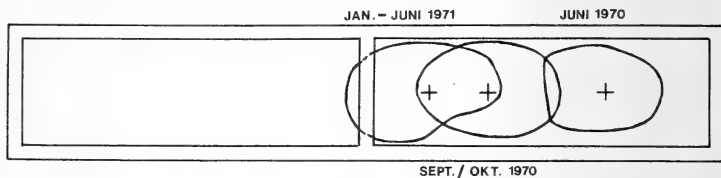


ABB. 4.

Verschiebung des Schwarmterritoriums (Schwarmzentrum). Aufsicht.

Das Gesamtterritorium des Schwarmes wird nur in Schwarmformation eingehalten. Sobald diese gestört ist, z.B. in einer Aktivitätsperiode oder während einer Attacke, sind die Fische nur noch schwach daran gebunden. Eine Verteidigung dieses Territoriums gegenüber den Karpfen war nicht festzustellen.

Da die Sägesalmler typische Schwarmfische sind, ist die Individualdistanz relativ gering. Die Abstände zwischen den einzelnen Tieren sind aber keineswegs überall gleich, sondern in der Schwarmmitte geringer als in dessen Aussenpartien. Wie weit die Distanzen von den Rangstufen der Fische abhängen, ist noch unklar.

Das Kampfverhalten ist einzuteilen in Bewegungsweisen bei Kämpfen zwischen gleichstarken Gegnern und ungleichstarken Gegnern. Die Bewegungsweisen im Kampf gleichen denjenigen mancher Cichliden (Voss, 1970), (Abb. 5).

Die Kampfform beim Eindringen eines ranghöheren Fisches in den Individualraum eines schwächeren Nachbarn, ist deutlich unterschiedlich zu der Angriffsform bei Kämpfen zwischen den Individualräumen („Grenzkampf“). Erstere Kampfform besteht meist darin, dass das ranghöhere das rangtiefere Tier direkt und beschleunigt anschwimmt. Wenn der Angegriffene nicht sofort die Flucht ergreift, kommt es unweigerlich zu Bissverletzungen. Bei annähernd gleichstarken Gegnern kommt es häufig zu einer dem „Pressen“ (BLUEM, 1968; APFELBACH und LEONG, 1970) ähnlichen Kampfform, welche am häufigsten in der Nähe des Schwarmzentrums auftritt. Abbildung 5 veranschaulicht die Stellung der beiden

Gegner zueinander. Schaukelnde Bewegungen senkrecht zur Körperachse ausführend, drehen sich die Fische umeinander herum. Die Bewegungen werden sehr rasch ausgeführt. Die Kampfdauer beträgt meist nur wenige Sekunden. Interessant ist, dass die Bisse immer nur auf die Randpartien des Körpers geführt werden. Es traten demzufolge nur regenerierbare Flossendefekte und keine ernsthaften Verletzungen auf. Die Drohung kommt bei beiden Kampfformen vor und besteht lediglich in einem mehr oder minder heftigen Schwanzschlag in Richtung des Gegners („Stärkebeweis“). Maulkampf bzw. andere Kampfformen konnte ich bis jetzt nicht beobachten.

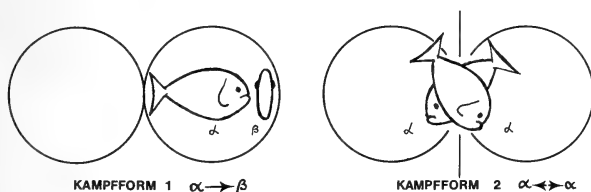


ABB. 5.

Schema: Kampfformen

α ranghöheres Tier

β rangtieferes Tier

Das Schwarmgefüge habe ich über einen Zeitraum von 5 Monaten untersucht. Es ergab sich, dass die Schwarmordnung in dieser Zeit eine Änderung erfuhr.

Vorgehen:

Wie erwähnt wurden

1. das Schwarmschema während der Dauer eines ganzen Tages aufgezeichnet und fotografiert.
2. die Aufzeichnungen an mehreren folgenden Tagen zu bestimmter Tageszeit (11—12 Uhr, 17—18 Uhr) wiederholt. Der Zeitpunkt der Aufzeichnungen ist willkürlich gewählt.

Ergebnisse:

Der Schwarm lässt sich in Kern und Peripherie aufteilen. Die Kernzone stellt den stabilsten Teil des Schwarmes dar, während sich die Stellungen der Fische in den Randzonen des Schwarmes relativ leicht ändern können.

Schon während eines Tagesablaufes erwiesen sich einige wenige, häufig wiederkehrende Schwarmformationen als zeitlich besonders stabil.

Beispiel: In 129 Ruhestellungen während eines Untersuchungstages trat die häufigste Formation in 60% aller Fälle, die zweithäufigste in 10% aller Fälle auf.

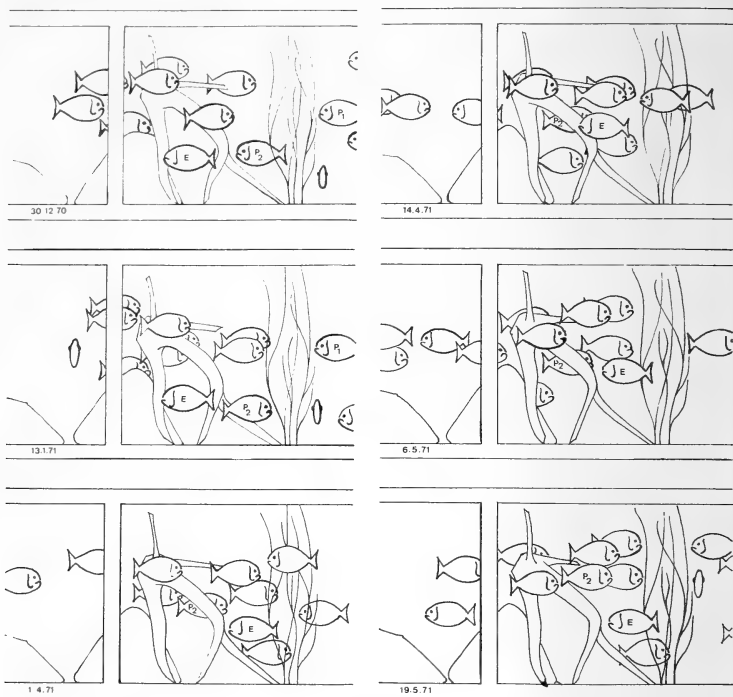


ABB. 6.

Veränderung der Grundformation während 5 Monaten.
E: Einäugiger, P1, P2: grösste Exemplare.

Während der Untersuchung habe ich die Stabilität einer Formation als Mass für deren Ordnungsgrad gewertet und daher in erster Linie die stabilen Formationen bei der Auswertung berücksichtigt.

Es schien jeweilen nur sehr wenige Schwarmformen zu geben, bei denen bestmögliche Ordnung herrschte. Wenn man die Schemas miteinander verglich, ergab sich, dass während eines Untersuchungstages meist nur eine Grundform auftrat und die übrigen stabilen Schwarmformen Varianten dieser einen Formation

darstellten. Die Varianten unterschieden sich von der Grundformation nur durch verschiedene Stellungen einzelner Fische an der Peripherie des Schwarmes. Diese Grundformation veränderte sich in den 5 Monaten merklich (Abb. 6).

Es war mir leider nicht möglich, die einzelnen Tiere zu markieren, da die Fische ohne starke Beschädigung des Beckenaufbaus nicht herauszufangen waren. Dieser Mangel wurde jedoch teilweise dadurch kompensiert, dass die einzelnen Fische an ihren spezifischen Stellungen im Schwarm kenntlich waren. Für genauere Untersuchungen ist eine Markierung unumgänglich.

Zur Zeit ist noch nicht zu entscheiden, ob das Auslösetier einer Attacke bei jedem Schwarmangriff dasselbe ist und ob es im Schwarm eine besondere Rangstellung genießt.

13. INTERSPEZIFISCHE BEZIEHUNGEN

Die Piranhas spielen in den amazonischen Gewässern die wichtige Rolle des Abfallverwerter. Als solche stehen sie mit allen Tierarten, die den Fluss bewohnen, in direkter Beziehung.

- a. Fremde Fische werden i.A. als Beute angesehen. Hingegen berichtete mir Herr WARMBRODT vom Tierpark Bern (1971), dass ein Wels, *Plecostomus commersoni* seit mindestens 5 Jahren mit einem Schwarm Piranhas (*Serrasalmus nattereri*) zusammenlebt und nie attackiert worden ist. Nochmals betont sie die Beobachtung, dass *Serrasalmus nattereri*, falls er nicht ausgehungert ist, nur Fische angreift, die sich nicht normal verhalten, d.h. deren Schwimmweise durch Krankheit etc. gestört ist. Wir hielten über Monate hinweg einen Schwarm Rotfedern und Karpfen mit den Piranhas zusammen, ohne dass jene ernsthaft attackiert worden sind (Taf. II, B).
- b. Nach PILLERI (1969) gibt es keine Anhaltspunkte dafür, dass die Amazonasdelphine (*Inia geoffrensis*) von Sägesalmern angegriffen werden.
- c. Die Kaimane zählen zu den wenigen Feinden der Piranhas (SACASE, 1971). Wie sich Sägesalmler anderen Reptilien gegenüber verhalten, ist noch nicht untersucht.

HONEGGER (Oct. 1971) berichtete mir, dass 8—10 cm lange Piranhas von der im selben geographischen Gebiet beheimateten Fischart *Arapaima gigas* (Länge ca. 1—1,5 m) im Aquarium gefressen worden sind.

DISKUSSION

Die Ergebnisse der Untersuchungen lassen einige Überlegungen zur Stellung von *Serrasalmus nattereri* im Ökosystem und Vergleiche mit anderen Fischarten zu. Angefügt sind einige kritische Überlegungen zur Aggressivität und „Blutrünstigkeit“ der Piranhas.

Die Tatsache, dass die Fische eine recht hoch entwickelte soziale Schwarmstruktur ausgebildet haben, war nicht ohne weiteres zu erwarten. Leider ist dieses Gebiet bei anderen Salmlern nicht untersucht, ein Vergleich also nicht möglich. Besonders eine vergleichende Untersuchung der Schwarmform bei Scheibensalmlern wäre zu begrüssen.

Aus welchen Gründen eine solch strenge Rangordnung erforderlich ist, lässt sich zur Zeit noch nicht beurteilen. Es ist jedoch nicht auszuschliessen, dass eine solche Ordnung nicht natürlich ist, sondern erst durch die speziellen Versuchsbedingungen die im Aquarium herrschen, wie übermässige Populationsdichte, konstant klares Wasser, festem Futterplatz, etc., geschaffen wurde. Bei Jungfischen (Nachzuchten) war keine ausgeprägte Ordnungsstruktur zu erkennen.

Die hohe Entwicklungsstufe des Geruchs-, wie auch des Gesichtssinnes legt die Vermutung nahe, dass sich der Fisch sowohl in trübem, als auch in klarem Wasser aufhält. Nachts war bei Jungfischen keine Fressaktivität festzustellen. Die Tiere schliefen knapp über dem Bodengrund.

Über Kampfformen bei anderen Salmlern ist mir keine Arbeit bekannt. Manche Bewegungsweisen sind denjenigen der Buntbarsche (Cichlidae) ähnlich (Schwanzschlag, „Pressen“), obschon jene zu den Salmlern keine systematische Beziehung aufweisen und die meisten Arten im Gegensatz zu *Serrasalmus nattereri* Einzelgänger sind.

Die weit verbreitete Meinung über die schrankenlose Blutrünstigkeit und Unersättlichkeit von *Serrasalmus nattereri* (BREHMS Tierleben, 1964) bestätigte sich bei meinen Beobachtungen an Tieren in Gefangenschaft nicht. Es ist z.B. ohne weiteres möglich, mit blossen Händen im Becken zu hantieren, ohne dass die Fische die geringste Lust zur Attacke zeigen. Die Tiere jagen vielmehr in kopfloser Angst im Aquarium umher. Zu beachten ist jedoch, dass es sich bei den beobachteten Fischen um Nachzuchten handelt.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine allgemeine Übersicht über das Verhalten von *Serrasalmus nattereri* gegeben. Anschliessend werden die Beziehungen der Sägesalmler zum Ökosystem erörtert.

1. Die Sinneswahrnehmung ist hoch entwickelt. Dabei sind Gesichts- und Geruchssinn zugleich sehr gut ausgebildet.
2. Im Gegensatz zu der weit verbreiteten Ansicht, dass der Piranha als unersättlicher Räuber jegliches erreichbare Tier erjage (*Serrasalmus nattereri* soll eine der angriffslustigsten Arten sein), war festzustellen, dass die Tiere in Gefangenschaft sehr scheu sind. Beim Fressen geht *Serrasalmus nattereri* sehr vorsichtig

vor. Er attackiert nur Fische, die ein abnormales Schwimmverhalten zeigen. Meist werden also nur kranke und schwache Fische zu Opfern ihrer Fresslust. Ein Leittier führt den Schwarm bei der Attacke an. Der Fresstrieb ist bestimmten täglichen Schwankungen unterworfen, die mit den Aktivitätsperioden zusammenhängen.

3. Die Aktivität weist tägliche Schwerpunkte auf, die alle 2—2½ Std. eintreffen und von Ruheperioden abgelöst werden. Den Fresszeiten (zwischen 8 und 9 Uhr, 16.30 und 17.30) geht eine Zeit erhöhter Aktivität voraus.
4. Der Schwarm von *Serrasalmus nattereri* gliedert sich in strenger Rangordnung, die sich in den Stellungen der Einzeltiere im Schwarm ausdrückt. Das Territorium des Gesamtschwarmes wird besprochen und das Kampfverhalten mit demjenigen anderer Fische verglichen. Es wird gezeigt, dass die Schwarmordnung sich im Laufe der Zeit verändert.
5. Der Piranha nimmt im Ökosystem jene wichtige Funktion ein, die Haie und Barrakudas im Meer erfüllen.
6. Im selben Becken lebende Karpfen und Aalet (*Idus idus* L.) werden von nicht ausgehungerten Piranhas nicht attackiert, falls sie normale Schwimmbewegungen zeigen.

RÉSUMÉ

L'auteur s'est proposé de présenter une vue générale sur les structures du comportement de *Serrasalmus nattereri*. De plus, on fait quelques considérations sur les relations qu'ont les Serrasalminae avec leur système écologique.

1. Le développement des sens est très bon. L'œil et l'olfaction sont bien développés l'un et l'autre.
2. Contrairement à l'opinion bien connue que les Piranhas soient des poissons carnassiers insatiables qui attaquent tous les animaux qu'ils peuvent atteindre (On dit que *Serrasalmus nattereri* est un des genres les plus agressifs), on a trouvé que les poissons sont très timides en captivité. Le Piranha est très prudent dans l'attaque. Il n'attaque que des poissons qui montrent un comportement anormal. Généralement ses victimes sont des poissons malades et faibles. Un poisson pilote conduit le banc à l'attaque. Leur envie de nourriture est soumise à des irrégularités quotidiennes qui dépendent de périodes où leur activité est augmentée.
3. L'activité a des points culminants pendant le jour: ils surviennent toutes les 2—2½ h. et sont suivis par des périodes de repos. Une période d'activité augmentée précède les temps où ils attaquent de préférence (entre 8 h et 9 h, 16.30 et 17.30).

4. La troupe de *Serrasalmus nattereri* s'organise dans un ordre de rang très précis qui s'exprime dans les positions des poissons particuliers dans le banc. On discute le territoire du banc entier. Le comportement de combat est comparé avec celui d'autres poissons. On montre que l'ordre de la troupe change avec le temps.
5. Le Piranha possède une fonction dans le système écologique qui est comparable à celle qu'ont les requins et les barracudas dans la mer.
6. Des carpes et des ailettes qui vivent dans le même aquarium ne sont pas attaquées par des Piranhas qui n'ont pas faim, quand elles montrent des mouvements de natation normaux.

SUMMARY

A general view of the behaviour of *Serrasalmus nattereri* is given and the relations of *Serrasalmus nattereri* to the ecologic system are given.

1. The sense reception is well developed. Sight and sense of smell are also well developed.
2. Although it has always been said that the Piranha is an insatiable fish that tries to catch every animal in reach (*Serrasalmus nattereri* is said to be one of the worst species), we, on the other hand, found that these fishes were very shy in captivity. *Serrasalmus nattereri* is a very cautious feeder. It only attacks fishes that show an abnormal behaviour. For that reason, only ill and weak fishes are killed. One fish leads the school in the attack. The degree of voracity changes during the day. Its variability depends upon the daily periods of activity.
3. The activity reaches peaks every two to two and a half hours with periods of rest between. The feeding times (8.00—9.00 and 16.30—17.30) are preceded by a period of high activity.
4. The school of *Serrasalmus nattereri* is arranged in a strict order of precedence. This is made obvious by the exact position of each fish in the school. The Territory of the complete school is discussed and fighting behaviour is compared with that of other fishes (cichlids). The order of precedence within the school changes from time to time.
5. In the ecologic system the Piranha takes the same important function as sharks and barracudas in the sea.
6. Carps and species of *Idus idus* (L.), which live in the same aquarium as the Piranhas, are not attacked if they swim normally and if the Piranhas are not starving.

LITERATUR

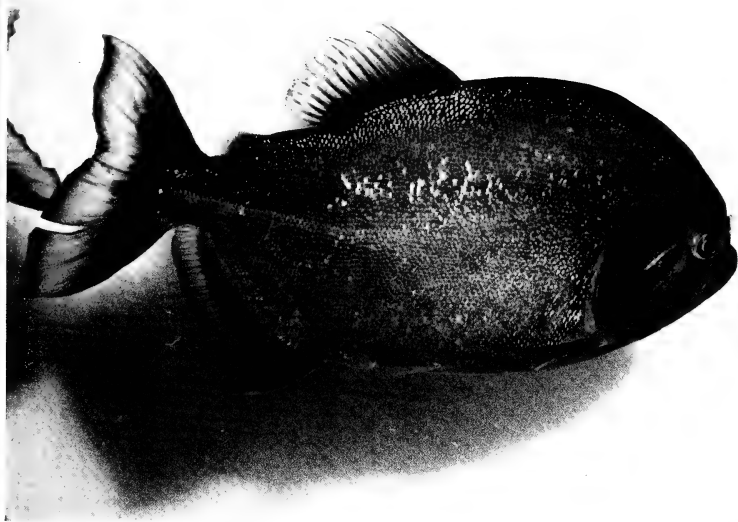
- APFELBACH, R. und D. LEONG. 1970. Zum Kampfverhalten in der Gattung *Tilapia*. *Z. Tierpsychol.* 27: 98-107.
- BELLAMY, D. 1968. Metabolism of the Red Piranha (*Rooseveltiella nattereri*) in relation to feeding behaviour. *Comp. Bio-chem. Physiol.* 25: 343-347.
- BLUEM, V. 1968. Das Kampfverhalten des braunen Diskusfisches. *Z. Tierpsychol.* 25: 395-408.
- Brehms Tierleben 1964. Büchergilde Gutenberg. Frankfurt a. M., S. 750-751.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1964. Im Reich der tausend Atolle. R. Piper, München, S. 89-102.
- FITTKAU, E. J. 1970. Role of Caimans in the nutrient regime of Mouth-lakes of Amazon Affluents. (An hypothesis). *Biotropica* 2: 138-142.
- FRISCH, K. v. 1941. Die Bedeutung des Geruchsinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* 29: 321-333.
- GEDASCHKE, H. 1969. Gelungene Piranha-Zucht (*Serrasalmo rhombeus*, L.) im Duisburger Zoo. *Zool. Beitr.* 15 (2-3): 475-480.
- GEDASCHKE, H. 1971. Gelungene Piranha-Zucht im Duisburger Zoo. *Aquar. Mag.* 4: 143-145.
- GEISLER, R. 1964. Wasserkunde. *Alfred Kernen, Stuttgart*, S. 93-99, 108-111.
- GÉRY, J. 1969. Les Serrasalminidae des Guyanes. (Unveröff. Manuskript).
- HONNEGER, R. 1971. Die Zucht von *Serrasalmus nattereri*. *Aquaterra* 8: 29-32.
- MARKL, H. 1969. Das Schutzverhalten eines Welses (*Hassar orestis*) gegen Angriffe von Piranhas. *Z. Tierpsychol.* 26: 385-389.
- MARKL, H. 1971. Schallerzeugung bei Piranhas (Serrasalminae, Characidae). *Z. vergl. Physiol.* 74: 39-56.
- PILLERI, G. 1969a. Über eine Forschungsreise des Berner Hirnanatomischen Institutes nach Bolivien zum Studium des Amazonasdelphins (*Inia geoffrensis*). *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 114: 79-96.
- PILLERI, G. 1969b. On the behaviour of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* in Beni (Bolivia). *Revue suisse Zool.* 76: 57-91.
- SACASE, C. 1971. Le poisson-rasoir en surnombre s'en prend aujourd'hui à l'homme. *Tribune de Lausanne*, 1971, 21. Feb.
- SIOLI, H. 1965. Bemerkung zur Typologie amazonischer Flüsse. *Amazoniana* 1: 74-83.
- SIOLI, H. 1968. Zur Ökologie des Amazonas-Gebietes. Biogeography and Ecology in South America, Vol. 1, S. 137-170. *Junk, The Hague*.
- SIOLI, H. 1969. Die Bedeutung eines gesunden Wasserhaushalts für die Biosphäre. *Natur Landsch.* 44: 233-236.

- Voss, J. 1970. Contribution à l'Ethologie des Poissons Cichlides. *Revue Comport. anim.* 4: 17-29.
- Zahl, P. A. 1970. Seeking the truth about the feared Piranha. *Nat. geogr. Mag.* 138: 715-732.

Anmerkung: folgende Arbeit kam erst nach Drucklegung des eigenen Manuskripts heraus und konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden: MARKL, H. 1972. Aggression und Beutefangverhalten bei Piranhas. *Z. Tierpsychol.* 30: 190-216.

Adresse de l'auteur :

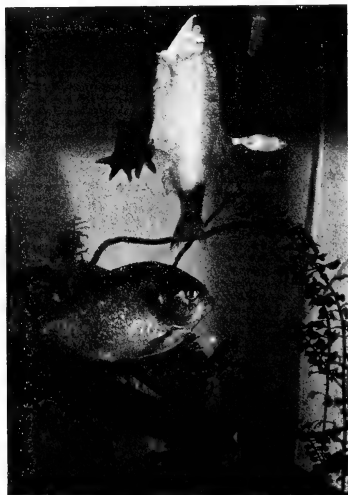
Hirnanatomisches Institut
Untere Zolgasse 71 (Waldau)
CH-3072 Ostermundigen
Schweiz.



TAFEL I.

A. *Serrasalmus nattereri*, ca. 20 cm.

B. Fische in Schwarmformation.



TAFEL II.

A. Aalet (*Idus idus* L.), von Piranhas attackiert.

B. Im selben Becken untergebrachte Karpfen und Rotfedern wurden lange Zeit von den Piranhas unbehelligt gelassen.

Crowding — Experimente mit Kaulquappen
aus homo- und heterotypischen
Kreuzungen der Phänotypen *esculenta*,
lessonae und *ridibunda*
(*Rana esculenta* - Komplex,
Anura, Amphibia)

von

H. HEUSSER und H. J. BLANKENHORN

Mit 6 Textabbildungen und 13 Tabellen

Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Beitrag Nr. 3.256.69). Herrn Dr. F. Hampel, Institut für Angewandte Mathematik der Universität Zürich, danken wir für die statistische Beratung, Herrn Dr. F. Hodler, Gümligen, für das Überlassen eines unpublizierten Manuskriptes.

EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG

Nach den Ergebnissen von BERGER (1964—1970) in Polen, die wir (BLANKENHORN, HEUSSER und VOGEL, 1971) im Kanton Zürich, Schweiz, bestätigen konnten, lassen sich im Feld 3 Phänotypen von Grünfröschen der Gattung *Rana* auf Grund der Längenindices Tibia/Callus internus und Digitus primus/Callus internus unterscheiden: *lessonae*, *esculenta* und *ridibunda*. Ihre Taxonomie ist umstritten: KARAMAN (1948) sieht darin 3 Arten, KAURI (1959) 3 Varietäten der einen Art

Rana esculenta, MERTENS und WERMUTH (1960) sowie GÜNTHER (1968, 1970) anerkennen *R. ridibunda* und *R. esculenta* als Arten, betrachten aber *lessonae* als Varietät von *R. esculenta*. In den Experimenten von BERGER entsteht der Phänotyp *esculenta* aus den Kreuzungen *ridibunda* \times *lessonae* und *esculenta* \times *lessonae* (und jeweils reziprok). BERGER taxiert deshalb *ridibunda* und *lessonae* als Arten, den Phänotyp *esculenta* jedoch als ihren Hybriden.

Die Schweiz liegt ausserhalb des bekannten Verbreitungsgebietes von *Rana ridibunda* (MERTENS und WERMUTH, 1960). Die vereinzelt in der Schweiz (davon 2 benachbarte im Kanton Zürich) bis jetzt nachgewiesenen *ridibunda* Vorkommen gehen vermutlich auf Aussetzungen jüngerer Datums zurück. Da *ridibunda* in den meisten Grünfrosch-Populationen des Kantons Zürich sicher fehlt (ESCHER, 1972), ist es wahrscheinlich, dass der Typ *esculenta* unseres Gebietes so gut wie ausschliesslich in Mischpopulationen *esculenta/lessonae* entsteht, was durch die Analyse der Nachkommenschaft von im Feld gefangenen Mischpaaren und gesammelten Laichproben bestätigt wird (BLANKENHORN, HEUSSER und VOGEL, 1971). Der Typ *esculenta* kann sich nach unseren bisherigen Befunden inter se gekreuzt nicht, bei Berger nur selten fortpflanzen, wobei dann die Nachkommen vom Phänotyp *ridibunda* sind. Das heisst, dass der Hybride vom Phänotyp *esculenta* in unseren *esculenta/lessonae*-Mischpopulationen auf dem Fortpflanzungspotential von *lessonae* "parasitiert".

Während die 3 Phänotypen nach der Metamorphose zeitweise ökologisch separiert sind (BERGER, 1970), leben die Kaulquappen der Mischpopulationen im gleichen Wasserkörper zwangsweise ökologisch sympatrisch.- Es stellte sich die Frage, ob und wie sich die Kaulquappen der 3 Phänotypen und ihrer Kreuzungen, besonders aber der in *esculenta/lessonae*-Mischpopulationen entstehenden Kreuzungskombinationen unter suboptimalen Bedingungen (crowding) beeinflussen.

MATERIAL¹ UND METHODE

Die in den Crowding-Experimenten verwendeten Kaulquappen stammen von im Feld während der Laichzeit 1971 gefangenen Fröschen, deren Phänotyp auf Grund der erwähnten Indices definiert ist. Für die natürliche Laichablage wurden die z.T. künstlich kombinierten Paare einzeln in Behältern zu 5 l Wasser gehalten. Die Versuchstiere stammen aus den folgenden Eltern-Kombinationen: *lessonae* \times *lessonae* (LL), *esculenta* \times *esculenta* (EE), *ridibunda* \times *ridibunda* (RR), *esculenta* ♀ \times *lessonae* ♂ (EL), *ridibunda* ♀ \times *esculenta* ♂ (RE) und *esculenta* ♀ \times *ridibunda* ♂ (ER). In den Versuchen sind zu unterscheiden: die das Wasser „konditionierenden“ Kaulquappen D (= Donatoren), die das Wasser der D erhaltenden Test-Tiere T und Kontroll-Tiere K, die beim Versuchsbeginn gleichschwer sind wie die T und Frischwasser erhalten.

Haltung : Die T und K wurden einzeln in durchsichtigen Plastikbechern zu 2 dl gehalten (vgl. AEBLI, 1966), um allfällige durch direkte gegenseitige Aktivierung bedingte Effekte (HODLER, Ms.) auszuschliessen, die D je nach Experiment zu 1—7 Stück in 2 dl. Vom gleichen Gelege, aus dem T und K stammen, wurden je weitere 20 Individuen einzeln in 2 dl und zu 20 in 10 l Frischwasser im gleichen Raum gehalten als Kontrolle für genetisch bedingte Fehlentwicklungen. Der Rest der Kaulquappen verschiedener Gelege wurde nach Kreuzungstypen separiert in grossen Becken im Freien gezogen, um an einem umfangreichen Material den Phänotyp der Metamorphosierenden zu bestimmen. Die Temperatur wurde nicht konstant gehalten, aber alle im gleichen Innenraum gehaltenen T, K und D waren den gleichen Temperaturschwankungen ausgesetzt. Die tiefste Wassertemperatur (Mitte Juni) lag bei 12° C, die höchste (10. und 11.7.) bei 24° C.

Futter : Alle Kaulquappen im Innenraum wurden ausschliesslich mit einem Brennesselpulver-Pudding nach HODLER (1958: 100 g *Folium urticae* pulv. alc. + 10 g Agar ad 1 l Wasser, gekocht) so reichlich gefüttert, dass von Wasserwechsel zu Wasserwechsel Futterreste übrig blieben.

Experimentgang : Jede T erhält den gesamten Inhalt (Wasser + Kot + Futterreste) eines Bechers, in dem eine definierte Anzahl D eine bestimmte Zeit lang gelebt hatten. D und K erhalten unchloriertes Quellwasser.

Gewichtsbestimmung : Die Kaulquappen wurden mit einer Analysenwaage (Mettler, Typ H 10, Gewichtsanzeige 0.1 mg) auf das mg gerundet in einem tarierten Wasserbecher gewogen. Vorher legten wir die Kaulquappe kurz auf ein Filterpapier, um den grössten Teil des anhaftenden Wassers abzusaugen. Frischgeschlüpfte Kaulquappen sind für diese Prozedur zu empfindlich; an ihrer Stelle wurde eine Anzahl Kaulquappen des gleichen Geleges gewogen. Bei Kaulquappen bis zu ca. 0.1 g liegt die Reproduzierbarkeit des Wäageergebnisses noch innerhalb von 0.001 g; bei Kaulquappen von über ca. 0.2 g entstehen wegen Wasserresten und Kotabgabe Fehler bis zu 10 mg. Die Gewichte grosser Kaulquappen wurden deshalb auf 0.01 g gerundet.- Bei Versuchen mit Gruppen von grösseren Kaulquappen wurden beim Start auf 0.01 g gleich schwere Individuen regelmässig auf die Gruppen verteilt. Innerhalb der Gruppen können die Kaulquappen verschieden schwer sein; die verglichenen Gruppen haben aber das gleiche Total- und Durchschnittsgewicht sowie die gleiche Variationsbreite und Streuung der Gewichte.

Statistik : Die Gewichte vergleichbarer Gruppen wurden mit dem Wilcoxon Rangtest für zwei Stichproben (GEIGY, 1968), mit dem Kruskal-Wallis Test für mehrere Stichproben (WALLIS und ROBERTS, 1969) und mit einer Varianzanalyse auf statistische Signifikanz der Unterschiede geprüft.

EXPERIMENTE UND ERGEBNISSE

Versuch 1: Effekt von D LL, EL, EE und RR auf T LL, EL, EE und RR. T und K: junge Kaulquappen des jeweils gleichen Geleges der Kombinationen LL, EL, EE und RR (1/2 dl). D: 4 junge Kaulquappen/2 dl der gleichen Kombinationen, z.T. aus verschiedenen Gelegen. Versuchsschema (Tab. 1): Je 10 T jeder Zeile erhalten das Wasser eines D-Typs. T + K beim Start = 200 Tiere. Start: 28.6; Schluss: 4.10. D konditionieren das Wasser 3 Tage lang; T erhalten alle 3 Tage konditioniertes Wasser (33 mal), K alle 6 Tage Frischwasser (16 mal). Daten der Laichablagen: LL: 5.6., EL: 5.6., EE: 6.6., RR: 31.5. Die T, K und D der Kombinationen LL, EE und EL wiegen beim Start 0,015—0,023 g, die RR um 0,030 g. Gewichtsbestimmungen der T und K: 23.7., 6.8., 20.8., 3.9., 4.10. Als Zeitpunkt der Metamorphose gilt der Durchbruch des 2. Vorderbeines. Weil alle T, K und D der Kombination EE sowie alle andern im Innenraum und im Freien gehaltenen Kaulquappen EE aller Gelege im Juli und August starben (letzte: 21.8), musste die EE T-K-Zeile und die EE D-Kolonne am 23.7. aufgehoben werden.

TABELLE 1

Schema zu Versuch 1

Testtiere T	Anzahl der Testtiere auf Wasser der D-Typen				Kontrolle
	LL	EL	EE	RR	
LL	10	10	10	10	10
EL	10	10	10	10	10
EE	10	10	10	10	10
RR	10	10	10	10	10

Zeile und Kolonne EE am 23.7. aufgehoben (alle EE sterben).

Resultate: In den T-K-Zeilen setzen sich über die Kolonnen hinweg kreuzungsspezifische Entwicklungsmuster durch (Abb. 1, 2): Alle EE sterben nach nur geringer Gewichtszunahme. Das stimmt mit den übrigen Befunden aus unserem Gebiet überein (BLANKENHORN, HEUSSER und VOGEL, 1971), nach denen sich der Phänotyp *esculenta* inter se gekreuzt nicht reproduzieren kann.-Bei EL erfolgt die Gewichtszunahme am schnellsten, die Kaulquappen werden am schwersten, sie haben die höchste Vitalität (38 überleben), beginnen am frühesten zu metamorphosieren (31.8.), haben bis am 4.10. die meisten Meta-

morphosen (34); die jungen Frösche (Schwanzstummel < 1 mm) wiegen durchschnittlich 0.455 g; sie sind vom Phänotyp *esculenta*.- Die LL entwickeln sich gut, bleiben aber bezüglich Entwicklungsgeschwindigkeit, Maximalgewicht, Vitalität (34 überleben), Beginn der Metamorphose (5.9.), Anzahl der Metamorphosen bis 4.10. (11) und Gewicht der Jungfrösche (0.413 g) hinter dem Hybriden EL zurück. Die Jungen sind vom Phänotyp *lessonae*. — Die RR zeigen die langsamste Entwicklung und die höchste Mortalität (24 überleben) der 3 vitalen

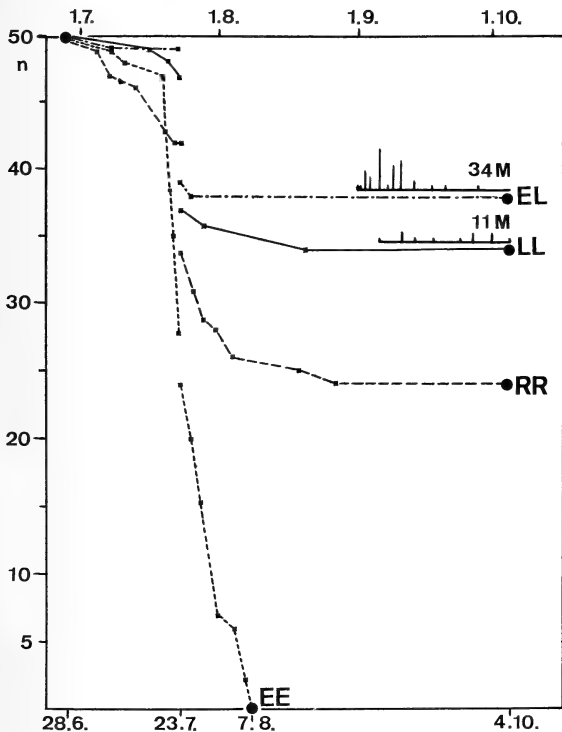


ABB. 1.

Überlebenskurven und Metamorphose der in Versuch 1 verwendeten Kreuzungskombinationen. Abszisse: Versuchszeit vom 28.6.—4.10. Ordinate: Anzahl Kaulquappen pro Typ. Am 23.7. wurden die EE-Wasser erhaltenden Test-Tiere entfernt. n M: Anzahl Metamorphosen bis 4.10. Säulendiagramme bei EL und LL: metamorphosierende Kaulquappen pro Zeit (niederste Einheit = 1 Tier).

Kombinationen; sie haben am 4.10. das Maximalgewicht noch nicht erreicht, keine Metamorphose. Die im Freien in grossen Becken gezogenen Kaulquappen RR metamorphosieren ab September; die jungen Frösche sind vom Phänotyp *ridibunda*. Die weiteren Versuche bestätigen, dass RR für individuelles „Selbst-

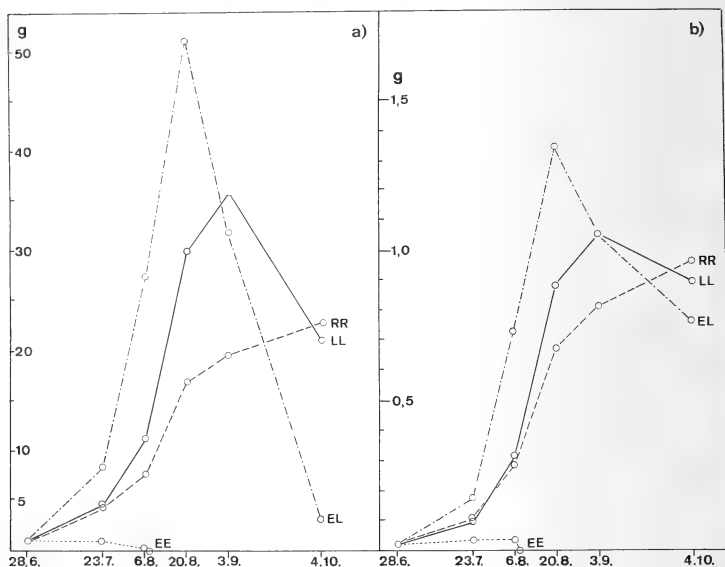


ABB. 2.

Entwicklungsmuster der 4 Kreuzungstypen in Versuch 1.

a) Totalgewichte, b) Mittelwerte. Abszisse: Versuchszeit mit Wägeterminen.
Die Kurven entsprechen den Zeilen von Schema Tabelle 1.

Crowding“ besonders anfällig ist; 2 dl Wasser pro Tier gewährleisten die normale Entwicklung nicht.

In den Kolonnen (Abb. 3) zeichnen sich folgende Tendenzen ab: die K erreichen ein hohes Maximalgewicht bei verzögerter Metamorphose. In der steilen Partie der Wachstumskurve (6.8.) sind die T der D LL-Kolonne am schwersten, die K am leichtesten; innerhalb der Kolonnen der T sind die T unter D EL-Einfluss am leichtesten.

Vergleich der Fächer innerhalb der T-K-Zeilen (spezifischer D-Typ-Effekt auf bestimmte T-Typen). Die kreuzungsspezifischen Entwicklungsmuster variieren

unter dem Einfluss verschiedener D-Typen (Abb. 4). — T-Zeile LL: T LL, die Wasser von D LL erhalten, sind in der Periode schnellen Wachstums am schwersten, T LL unter D EL-Einfluss am leichtesten. Später wachsen die K bei verzögerter Metamorphose weiter und werden am schwersten. T-Zeile EL: in der Wachstumsphase haben T EL unter D EL-Einfluss das höchste Totalgewicht,

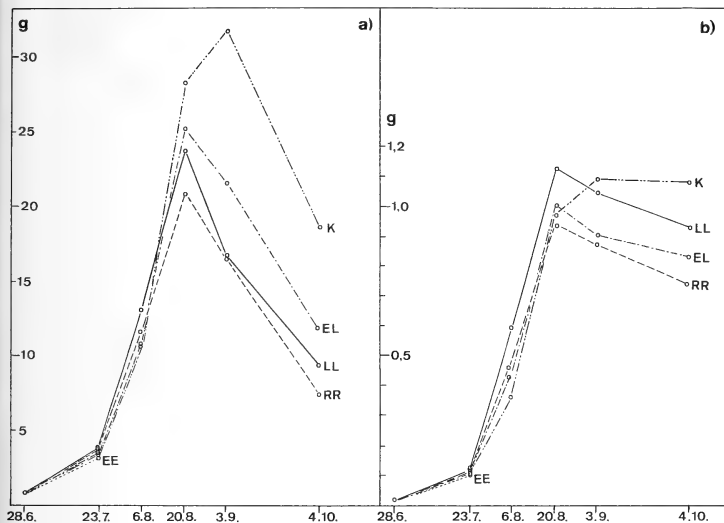


ABB. 3.

Einfluss der 4 Donatoren-Typen im Vergleich zur Kontrolle K in Versuch 1.

a) Totalgewichte, b) Mittelwerte. Abszisse: Versuchszeit mit Wägeterminen.

Die Kurven entsprechen den Kolonnen von Schema Tabelle 1.

unter D LL-Einfluss das höchste Durchschnittsgewicht; die K sind am leichtesten am 6.8., am 3.9. am schwersten. — T-Zeile EE: die genetisch bedingte Hemmung und Mortalität steht im Vordergrund. — T-Zeile RR: zu Beginn sind T RR unter D LL-Einfluss am schwersten, später die K; durchgehend die niedrigsten Totalgewichte und ab 20.8. auch Durchschnittsgewichte haben die T RR unter D RR-Einfluss. RR wird also durch den eigenen Kreuzungstyp (D RR) am meisten gehemmt, LL (durch D LL) am wenigsten. Dass auch die K RR im Vergleich zu in grossen Becken gezogenen RR stark gehemmt sind, zeigt, dass bei RR sowohl intraspezifisches als auch individuelles Crowding am stärksten wirken.

Gewichte der Donatoren: von den zu 4/2 dl (Tote jeweils ersetzt) gehaltenen D aller Typen gab es bis zum Schluss (4.10.) keine Metamorphosen. Am 29.9. wurden je 16 Kaulquappen aus 4 pro D-Typ zufällig ausgewählten Bechern gewogen; Durchschnittsgewichte für D LL: 0.539 g, D EL: 0.539 g, D RR: 0.473 g. Die D-Gewichte vom 29.9. sind also vergleichbar den T-Gewichten von

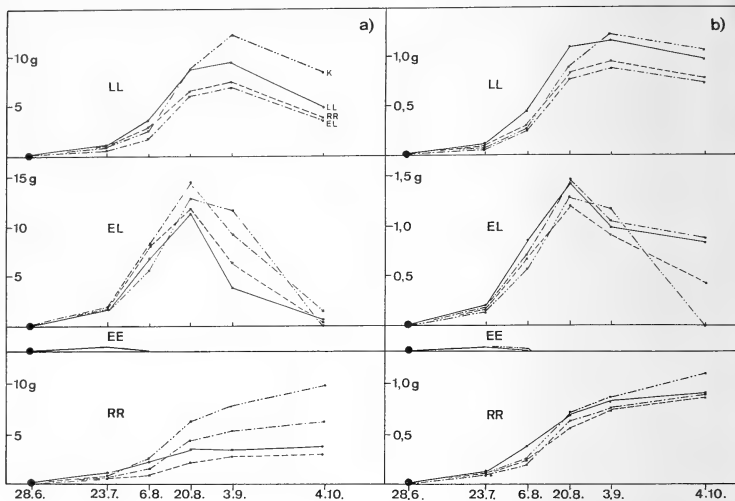


ABB. 4.

Modifikation der Entwicklungsmuster der 4 als Test-Tiere dienenden Kreuzungstypen durch den Einfluss der 4 Donatoren-Typen von Versuch 1. a) Totalgewichte, b) Mittelwerte. Abszisse: Versuchszeit mit Wägeterminen. Die 4 Kästen entsprechen den Zeilen, die Kurven pro Kasten den einzelnen Fächern von Schema Tabelle 1. Die Test-Tiere, die EE-Wasser erhalten, wurden am 23.7. entfernt. Die Symbole der Donatoren-Typen und der Kontrolle K sind im Kasten links oben angegeben.

LL und RR zwischen 6. und 20.8., von EL zwischen 23.7. und 6.8. Von den einem intraspezifischen Crowding-Effekt ausgesetzten D-Typen kommen die LL ihrem „Soll“-Gewicht am nächsten, die RR bleiben davon am entferntesten. Das bestätigt die bei den T gefundene typenspezifische Sensibilität auf intraspezifische Crowding-Effekte. — Bei den D, die zu 4/2 dl gehalten alle 3 Tage Frischwasser bekommen, wirkt der Crowding-Effekt stärker, als bei den T, die einzeln gehalten nur dem so konditionierten Wasser ausgesetzt sind.

Die Verteilung der Gewichte in den einzelnen Fächern entspricht meistens nicht einer Normalverteilung (Abb. 5); berücksichtigt man die Toten, gibt es

Null-Werte; einige T bleiben sehr leicht und am oberen Ende treten häufig Ausleger auf. Die Verteilung der K entspricht am ehesten einer Normalverteilung. Dieses Muster der Gewichtsverteilung ist auch für andere Versuchsgruppen typisch. Die T reagieren mit zwei gegensätzlichen Tendenzen auf das kondition-

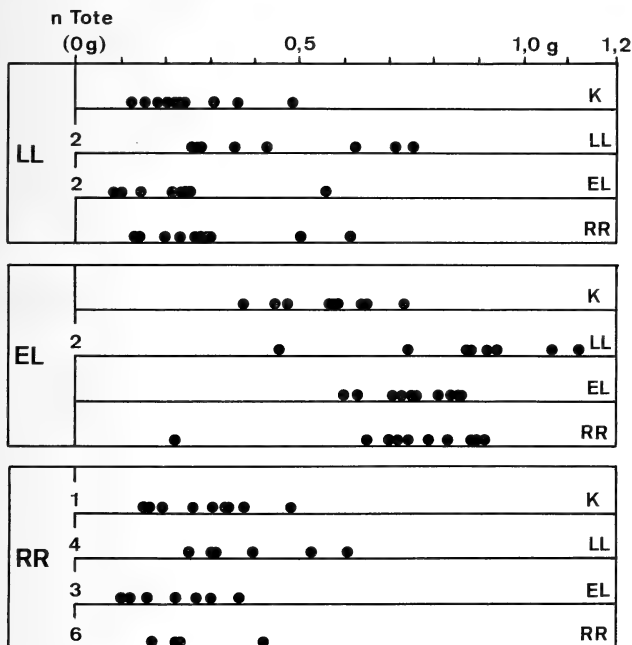


ABB. 5.

Verteilung der Gewichte der Test-Tiere und der Kontrollen (K) aus Versuch 1 am 6.8. Die 3 Kästen entsprechen den noch bestehenden Zeilen nach Schema Tabelle 1, die einzelnen Linien (Einfluss der Donatoren und Kontrolle K) den Fächern. Links die Symbole der Kreuzungstypen als Test-Tiere, rechts die Symbole der Donatoren und der Kontrolle. Anzahl Tote als Null-Werte.

ierte Wasser: ein Teil wird in der Gewichtszunahme stark gehemmt oder stirbt, und ein Teil wächst besonders schnell und metamorphosiert früh. Z. B. traten bei den leichtesten T LL (unter D EL-Einfluss) die ersten Metamorphosen der Zeile LL auf. Die K wachsen länger und metamorphosieren bei höheren Gewichten durchschnittlich spät; z.B. hat in der Zeile EL am 3.9. noch keine der 10 K metamorphosiert, wohl aber 8 der 28 T-Tiere.

Varianzanalyse. Mit den Gewichtswerten der T LL, EL und RR unter dem Einfluss der D LL, EL und RR aus der steilsten Partie der Wachstumskurve (6.8.) wurde eine Varianzanalyse mit gestutzten Mittelwerten durchgeführt. Gestrichen wurden die 4 untersten und die 2 obersten Werte. Die verbleibenden Werte entsprechen auch bei den T annähernd einer Normalverteilung. Eine Proberechnung ergab, dass keine Interaktionen zwischen D-Typen und T-Typen bestehen; das erlaubt eine Varianzanalyse allein über die gestutzten Mittelwerte (Tab. 2). — Ergebnis (Tab. 3): 1. Unabhängig von zufälligen Schwankungen und von D-Einflüssen bestehen deutliche Unterschiede zwischen den Kreuzungstypen. 2. Unabhängig von zufälligen Schwankungen und unabhängig vom Kreuzungstyp bestehen Unterschiede bei den D-Effekten.

Vergleich der Gewichte der T-Gruppen innerhalb der Kreuzungskombinationen in Bezug auf D-Effekte (Kruskal-Wallis Test, Tab. 5): während der Periode starker Gewichtszunahme treten bei den T aller Kreuzungskombinationen am 6.8. oder 20.8. signifikante Unterschiede im Effekt der D-Typen auf, sei es, wenn die Toten als Null-Werte mit rangiert werden und/oder wenn sie unberücksichtigt bleiben.

TABELLE 2

*Gestutzte Mittelwerte der Varianzanalyse
(Versuch 1)*

T-Typ- (=B-) Effekte	D-Typ- (=A-) Effekte		
	LL	EL	RR
LL	421.5	211.5	286.0
EL	905.0	786.25	811.25
RR	317.5	193.75	212.0*

* Gestutzter Mittelwert gewonnen aus den 3 mittleren Werten (oberster Wert weggelassen)

Vergleich der Gewichte je zweier K- und T-Gruppen innerhalb der Kreuzungskombinationen im Zeitraum vor der Metamorphose (Wilcoxon Test, Tab. 4). Es treten bei allen Kreuzungskombinationen bei mehreren Wägeterminen gesicherte Unterschiede beim Vergleich je zweier Stichproben auf.

Die Ergebnisse der statistischen Analyse stellen die Interpretationen der Resultate von Versuch 1 nicht in Frage.

Versuch 2: Der Effekt der Anzahl Kaulquappen pro Volumen auf ihre Gewichtszunahme wird mit frisch geschlüpften Larven aus dem gleichen Gelege RR geprüft: je 16 Larven werden unter den Bedingungen 1/2 dl resp. 4/2 dl

gehalten. Start: 17.5., Schluss: 17.6. Beim Start Frischwasser, kein Wasserwechsel.

Resultat (Tab. 6): die zu 4/2 dl gehaltenen Kaulquappen bleiben leichter als die zu 1/2 dl gehaltenen.

Versuch 3: Vergleich des Effektes des Wassers von verschiedenen dicht gehaltenen D RR auf T RR. 6 D zu 1/2 dl und 24 D zu 4/2 dl sind beim Start gleich schwer wie T. D $6 \times 1/2$ dl gelten zugleich als K. Start: 15.8., Schluss: 10.9. Wasserwechsel alle 3 Tage.

TABELLE 3

Analysis of Variance Table two way layout
(*Versuch 1*)

Source of Variation	Sums of Squares	Degrees of Freedom	Mean Squares
A-effect . .	36742.09723	2	18371.04862
B-effect . .	634613.43060	2	317306.71530
Deviations	2692.40277	4	673.10069
Totals . .	674047.93060	8	

Donatoren-(A-) Effekt: $F_{A\ 2,4} = 27.29317\ p < 0.05$

Test-Kreuzungstyp-(B-) Effekt: $F_{B\ 2,4} = 471.41047\ p < 0.01$

Resultat (Tab. 7): rangiert man die totalen Schlussgewichte, so entsteht folgende Hierarchie: 1/2 dl (D = K) > T von D 1/2 dl > T von D 4/2 dl > D 4/2 dl. Der Effekt des Wassers von 4D/2 dl ist grösser als der Effekt von 1 D/2 dl. Wie in Versuch 1 und 2 sind die 4 D/2 dl selbst mehr gehemmt als die T, die dieses Wasser erhalten.

Versuch 4: Balance zwischen individuellem „Selbst-Crowding“ und intra-spezifischem Fremd-Crowding bei RR: Je 6 K und T zu 1/2 dl von gleichem Startgewicht werden vom 14.6. bis 29.6. wie folgt behandelt: K erhalten beim Start Frischwasser, kein Wasserwechsel; T erhalten alle 3 Tage das Wasser von beim Start ca. 0.03 g schweren D RR (7/2 dl), die das Wasser aber nur durchschnittlich 1½ Tage lang konditionieren.

Resultat (Tab. 8): Das Schlussgewicht der zu 1/2 dl gehaltenen K ohne Wasserwechsel gleicht dem Schlussgewicht der T, die konditioniertes Wasser erhalten. Die Beobachtung aus Versuch 1, dass sich besonders bei RR ein Selbst-Crowding-Effekt bemerkbar macht, wird bestätigt.

TABELLE 4

(Versuch 1)

Vergleich je zweier K- und T-Fächer innerhalb der Kreuzungskombinationen
im Zeitraum vor der Metamorphose (Wilcoxon Test)

Zeile (T-K-Typ)	Datum	Fächer (D-Typen oder K)	n	Total- Gewicht (g)	Mittel- wert (g)	inkl. Tote *	exkl. Tote *
LL	23. 7.	EL RR	8 10	0.592 1.015	0.074 0.102	=0.05	—
LL	6. 8.	EL LL	8 8	1.848 3.686	0.231 0.461	=0.05	<0.01
LL	6. 8.	EL RR	8 10	1.848 2.961	0.231 0.297	=0.05	—
LL	20. 8.	EL LL	8 8	6.073 8.659	0.759 1.082	—	<0.05
LL	3. 9.	EL LL	8 8	6.925 9.318	0.866 1.165	—	<0.05
LL	3. 9.	EL K	8 10	6.925 12.058	0.866 1.206	<0.01	=0.02
LL	3. 9.	RR K	8 10	7.440 12.058	0.930 1.206	<0.02	=0.05
EL	6. 8.	K EL	10 10	5.621 7.518	0.562 0.752	<0.01	<0.01
EL	6. 8.	K LL	10 8	5.621 7.002	0.562 0.875	—	<0.01
EL	6. 8.	K RR	10 10	5.621 7.336	0.562 0.734	<0.01	<0.01
EL	6. 8.	EL LL	10 8	7.518 7.002	0.752 0.875	—	<0.05
EL	20. 8.	RR EL	10 10	11.946 14.634	1.195 1.463	<0.01	<0.01
EL	20. 8.	K EL	10 10	13.031 14.634	1.303 1.463	=0.01	=0.01
EL	20. 8.	RR LL	10 8	11.946 11.443	1.195 1.430	—	<0.02
RR	23. 7.	EE LL	8 8	0.640 1.072	0.080 0.134	—	=0.02

* Tote inklusive: die Toten werden mit Gewicht 0 g rangiert; Tote exklusive: nur die Gewichte der Lebenden werden rangiert.

In die Tabelle sind nur solche Stichproben-(Fächer-) Vergleiche aufgenommen, die bei der Rechnung mit und/oder ohne Tote wenigstens auf dem Niveau $p = 0.05$ signifikante Unterschiede zeigen.

TABELLE 4 (*suite*)

Zeile (T-K-Typ)	Datum	Fächer (D-Typen oder K)	n	Total- Gewicht (g)	Mittel- wert (g)	inkl. Tote *	exkl. Tote *
RR	6. 8.	EL LL	7 6	1.544 2.404	0.221 0.401	—	<0.05
RR	6. 8.	RR K	4 9	1.058 2.621	0.265 0.291	=0.05	—
RR	20. 8.	RR K	4 9	2.287 6.496	0.572 0.722	<0.05	—
RR	3. 9.	RR K	4 9	2.799 7.896	0.700 0.877	<0.05	—
RR	4.10	RR K	4 9	3.073 10.067	0.768 1.119	<0.01	=0.05
RR	4.10.	LL K	4 9	3.703 10.067	0.926 1.119	<0.05	—

* Tote inklusive: die Toten werden mit Gewicht 0 g rangiert; Tote exklusive: nur die Gewichte der Lebenden werden rangiert.

In die Tabelle sind nur solche Stichproben-(Fächer-) Vergleiche aufgenommen, die bei der Rechnung mit und/oder ohne Tote wenigstens auf dem Niveau $p = 0.05$ signifikante Unterschiede zeigen.

TABELLE 5

(*Versuch 1*)

Vergleich der Gewichtswerte der T-Gruppen innerhalb der Kreuzungskombinationen
in Bezug auf D-Effekte (Kruskal-Wallis Test)

T-Typ	Datum		
	23.7 .	6.8.	20.8.
LL	0.0606 (0.1056)	0.0594 (0.0080)	0.2981 (0.0764)
EL	0.4286 (0.4602)	0.4247 (0.0708)	0.0217 (0.0025)
RR	0.4247 (0.1711)	0.3669 (0.0384)	0.4562 (0.0749)

Eingetragen ist p = Wahrscheinlichkeit, dass die Standard-Normal-Variable übertroffen wird. Obere Zahlen: inklusive Tote (als Null-Werte rangiert), darunter in Klammern: exklusive Tote.

TABELLE 6

(Versuch 2)

Effekt der Anzahl Kaulquappen RR pro Volumen auf ihre Gewichtszunahme

n	Bedingung	Gewicht (g)	
		Start	Schluss
16	16 × 1/2 dl	0.012– 0.016	0.867 ^a (0.054)
16	4 × 4/2 dl	0.012– 0.016	0.539 ^b (0.034)

Wilcoxon Test: ^a–^b p 0.01

Schlussgewichte: obere Zahl Total, in Klammern Mittelwert.

TABELLE 7

(Versuch 3)

Vergleich des Effektes des Wassers von 1/2 dl und 4/2 dl Donatoren RR auf Testtiere RR

Donatoren RR	Gewicht (g)		Testtiere RR	Gewicht (g)		tot
	Start	Schluss		Start	Schluss	
6 × 1/2 dl (D = K)	0.96 (0.16)	2.36 (0.39)	6 × 1/2 dl	0.96 (0.16)	1.87 (0.37)	1
6 × 4/2 dl	(0.16)	(0.25)	6 × 1/2 dl	0.96 (0.16)	0.99 (0.33)	3

Kruskal-Wallis Test (4 Stichproben): p = 0.0052

Obere Zahlen: Totalgewicht, in Klammern: Mittelwert

TABELLE 8

(Versuch 4)

Balance zwischen individuellem Selbst-Crowding (K) und intraspezifischem Fremd-Crowding (T) bei RR

n	Bedingung	Gewicht (g)	
		Start	Schluss
K 6	1/2 dl	0.271 (0.045)	0.586 (0.098)
T 6	1/2 dl	0.271 (0.045)	0.585 (0.098)

Obere Zahlen: Totalgewicht, in Klammern: Mittelwert.

Versuch 5: Einfluss des Gewichtes der D auf T. Je $6 \times 1/2$ dl beim Start durchschnittlich 0.27 g schwere (= „Mittlere“) T der Kreuzung LL erhalten alle 3 Tage das Wasser von D LL (1/2 dl) verschiedener Gewichtsklassen: von „Kleinen“ (durchschnittlich 0.095 g), „Mittleren“ (0.27 g), die zugleich als K gelten, „Grossen“ (0.59 g) und von Metamorphosierenden (0.65 g) — jeweils ohne Überschneidung der Gewichtsklassen. Die D konditionieren das Wasser 3 Tage lang und erhalten Frischwasser. Die Metamorphosierenden werden als Kaulquappen mit deutlich sich abzeichnenden Ellbogen eingesetzt und nach dem Durchbruch des 2. Vorderbeines ausgewechselt-während der Versuchszeit vom 18.8.—10.9. etwa 2 mal.

TABELLE 9

(Versuch 5)

Effekt des Gewichtes der Donatoren (D) LL auf die Gewichtszunahme der Testtiere (T) LL. Bedingungen: 1/2 dl, Mittlere D = Kontrolle (K)

D LL	n	Gewicht (g)		T LL n	Gewicht (g)		tot
		Start	Schluss		Start	Schluss	
Kleine	6	0.571 (0.095)	2.24 (0.37)	6	1.62 (0.27)	4.27 (0.71)	
Mittlere (= K)	6	1.62 (0.27)	3.29 (0.55)	6	1.62 (0.27)	3.13 (0.63)	1
Grosse	6	3.52 (0.59)	5.57 (0.93)	6	1.62 (0.27)	1.82 (0.46)	2
Metamorphose	6	3.90 (0.65)	—	6	1.62 (0.27)	0.65	5

Kruskal-Wallis Test für $K + T = 5$ Stichproben: $p = 0.0062$

Obere Zahlen: Totalgewicht, in Klammern: Mittelwert.

Resultat (Tab. 9): Die Grösse der D hat einen starken Einfluss auf den Effekt des konditionierten Wassers. Die Hierarchie der totalen Schlussgewichte der T entspricht genau der umgekehrten Rangordnung der D-Gewichte. Einzeln gehaltene kleine D fördern sogar mittlere T (Vergleich zweier Stichproben: $p = 0.05$) im Vergleich zur Kontrolle.

Versuch 6: Kombination der Effekte der D vom Typ LL, EL und RR mit der Anzahl der D pro Volumen (1/2 dl und 4/2 dl) auf LL als T (je 6 pro Gruppe). Die Startgewichte der D LL 1/2 dl und D RR 1/2 dl sind gleich wie die der T; die Gewichte der übrigen D wurden soweit es das Material zuliesst möglichst

TABELLE 10

(Versuch 6)

Effekte der Donatoren LL, EL und RR in Abhängigkeit von ihrer Anzahl
pro Volumen auf Testtiere LL. D LL 1/2 dl = Kontrolle (K)

Donatoren					Testtiere: LL, je 6 × 1/2 dl			tot
Typ	n 2 dl	Gewicht (g)			Gewicht (g)			
		Start 14.8.	10.9.	Schluss 2.10.	Start 14.8.	10.9.	Schluss 2.10.	
LL	6 × 1 = K	0.96 (0.16)	3.45 (0.58)	3.88 (0.65)	0.96 (0.16)	3.53 (0.59)	3.81 (0.63)	
RR	6 × 1	0.96 (0.16)	3.10 (0.52)	4.13 (0.69)	0.96 (0.16)	3.17 (0.53)	3.30 (0.55)	
EL	6 × 1	1.05 (0.18)	2.97 (0.50)	4.14 (0.69)	0.96 (0.16)	3.26 (0.54)	3.26 (0.54)	
LL	6 × 4	4.10 (0.17)	6.61 (0.28)	— (0.33)	0.96 (0.16)	2.85 (0.47)	2.61 (0.52)	1
RR	6 × 4	3.96 (0.17)	7.36 (0.31)	8.43 (0.35)	0.96 (0.16)	2.68 (0.45)	2.49 (0.42)	2
EL	6 × 4	6.39 (0.27)	— (0.39)	— (0.44)	0.96 (0.16)	1.24 (0.31)	1.18 (0.29)	

Kruskal-Wallis Test für K + T = 7 Stichproben: y 10.9.: p = 0.0244
2.10.: p = 0.0043

Obere Zahlen: Totalgewicht, in Klammern: Mittelwert.

TABELLE 11

(Versuch 7)

Effekt von EL als Donatoren auf LL als Testtiere unter extremen Bedingungen (s. Text)

	n	Bedingung	Gewicht (g)		tot
			Start	Schluss	
Kontrolle	10	1/2 dl	1.50 (0.15)	6.66 (0.74)	1
Test-Tiere	10	1/2 dl	1.50 (0.15)	1.26 (0.21)	4

Wilcoxon Test für 2 Stichproben: p < 0.01

Obere Zahlen: Totalgewicht, in Klammern: Mittelwert

ähnlich ausgelesen. Die D LL 1/2 dl dienen zugleich als Kontrolle. Start: 14.8., Zwischenwägung: 10.9., Schluss: 2.10. Wasserwechsel alle 3 Tage.

Resultate (Tab. 10): Die Hierarchie der Schlussgewichte zeigt, dass 4 D/2 dl einen grösseren Effekt haben als 1 D/2 dl (wie bei RR in Versuch 3) und dass sowohl bei 1 D/2 dl wie bei 4 D/2 dl die D EL den grössten und die D LL den kleinsten Effekt auf die Gewichtszunahme von LL als T haben (wie bei Versuch 1). Die hier im Unterschied zu Versuch 1 alle 3 Tage Frischwasser erhaltenden K sind am schwersten. Der Gewichtsvergleich zwischen der Wägung vom 10.9. und jener vom 2.10. zeigt folgende Tendenzen: die K und die T unter D LL und RR 1/2 dl werden weiterhin schwerer, die T unter D EL 1/2 dl bleiben stationär und die T unter allen D zu 4/2 dl werden z.T. wegen Toten im Totalgewicht leichter, die T unter dem Einfluss von D EL und D RR 4/2 dl aber auch im Durchschnittsgewicht. Die Gewichte der D bestätigen die Befunde der Versuche 1, 2 und 3: die mit vergleichbaren Gewichten startenden D LL und RR 4/2 dl bleiben leichter als die D LL und RR 1/2 dl, und die D LL 4/2 dl werden selbst mehr gehemmt, als die T, die ihr Wasser erhalten.

Versuch 7: Effekt von D EL auf T LL unter extremen Bedingungen: 10 T LL, die beim Start gleich schwer sind wie 10 LL als K, erhalten alle 3 Tage Wasser, in dem zuerst 4 kleine EL/2 dl als D und anschliessend 1 grosse EL/2 dl als D lebten (das Wasser aus Versuch 1, T-Zeile EL, D-Zeile EL). Die K erhalten alle 3 Tage frisches Wasser. Start: 12.8., Schluss: 11.9.

Resultat (Tab. 11): Der Unterschied in den Schlussgewichten ist sehr gross; die Variationsbreiten der Gewichte der T und K überschneiden sich nicht.

Versuch 8: Vergleich des Effektes von D EE, EL und RR auf T ER. D: je $6 \times 4/2$ dl, T: je $6 \times 1/2$ dl. Alle T ER stammen aus dem gleichen Gelege vom 5.6. und wiegen beim Start (28.6.) 0.015—0.025 g. Die jungen Frösche ER sind vom Phänotyp *ridibunda*. Wasserwechsel: alle 3 Tage. Wägen der T: 23.7., 6.8., 20.8., 3.9. und 4.10. (Schluss). Kolonne EE am 6.8. aufgehoben.

Resultat (Tab. 12): Die T ER unter dem Einfluss von D LL haben zu jedem Zeitpunkt (nicht gesichert) höhere Gewichte als unter dem Einfluss von D RR. Der Unterschied im Effekt der D LL und D EE ist am 23.7. knapp gesichert. Der Effekt der D EE scheint nach den absoluten Zahlen auch in Versuch 1 beträchtlich zu sein (im Vergleich zweier Stichproben ist T RR am 23.7. unter D EE Einfluss signifikant leichter als unter D LL Einfluss (s. Tab. 4). Der Effekt der EE als D kann aber nicht sicher beurteilt werden, weil die EE sterben bevor die T in die steilste Partie der Wachstumskurve gelangen; ausserdem waren in den D EE Bechern täglich Tote zu ersetzen, so dass das D EE Wasser auch durch Verwesungsprozesse konditioniert sein wird.

TABELLE 12

(Versuch 8)

Vergleich des Effektes der Donatoren LL, RR und EE auf ER als Test-Tiere.
Bedingung pro Kolonne: $6 \times 1/2$ dl

Datum	Gewichte der T ER in g bei Donatoren:		
	LL	RR	EE
23. 7.	0.651 ^a (0.109)	0.572 (0.095)	0.403 ^{b+} (0.081)
6. 8.	2.18 ⁺ (0.44)	1.73 ⁺ (0.35)	1.30 (0.26)
20. 8.	4.97 (0.99)	4.39 (0.88)	
3. 9.	5.18 (1.04)	4.71 (0.94)	
4.10.	3.48 ^M (0.87)	3.41 ^M (0.85)	

Kruskal-Wallis Test für 23.7. (3 Stichproben): $p = 0.0516$ Wilcoxon Test für 2 Stichproben: $a-bp = 0.05$

Kolonne EE am 6.8. aufgehoben; + = 1 Toter; M = 1 Metamorphose. Obere Zahlen: Totalgewicht, in Klammern: Mittelwert.

TABELLE 13

(Versuch 9)

Vergleich des Effektes der Donatoren LL und RR auf RE als Test-Tiere.
Bedingung pro Kolonne: $6 \times 1/2$ dl

Datum	Gewichte der RE in g bei Donatoren			Kruskal-Wallis Test $p =$
	Kontrolle	LL	RR	
6. 8.	1.37 (0.23)	2.06 (0.34)	1.59 (0.27)	0.1020
20. 8.	5.68 ^a (0.95)	4.52 (0.75)	3.50 ^b (0.58)	0.0571
3. 9.	6.48 ^c (1.08)	4.93 (0.82)	4.20 ^d (0.70)	0.1003
4.10.	5.37 (0.89)	2.53 ^{+M} (0.63)	4.28 (0.71)	

Wilcoxon Test für 2 Stichproben: $a-bp < 0.05$; $c-dp = 0.02$

Obere Zahlen: Totalgewicht, in Klammern: Mittelwert; + M = 1 Toter, 1 Metamorphose

Versuch 9: Vergleich des Effektes von D LL und RR auf T RE. D: je $6 \times 4/2$ dl, T und K: je $6 \times 1/2$ dl. Die K und T RE stammen aus dem gleichen Gelege vom 6.7. und wiegen beim Start (17.7.) 0.015—0.023 g. Die jungen Frösche RE sind vom Phänotyp *ridibunda*. Wasserwechsel: T alle 3 Tage, K alle 6 Tage. Wägen der T und K: 6.8., 20.8., 3.9. und 4.10. (Schluss).

Resultat (Tab. 13): Die T RE sind vor der Metamorphose unter dem Einfluss von D RR (nicht signifikant) leichter als unter D LL. Zwischen 3.9. und 4.10. werden die K und T unter D LL bedingt durch die einsetzende Metamorphose wieder leichter, die T unter D RR noch nicht. D RR scheint wie in den Versuchen 1 (Tab. 2), 6 und 8 generell einen etwas stärkeren Effekt auszuüben als D LL.

Bemerkenswert ist, dass die Hybriden RE und ER, die Frösche vom Phänotyp *ridibunda* werden, nach der gleichen, resp. kürzeren Entwicklungszeit zu metamorphosieren beginnen, nach der die Kaulquappen der homotypischen Kreuzung RR im parallel laufenden Versuch 1 das Maximalgewicht noch nicht erreicht haben, obschon sie unter den gleichen Bedingungen (1/2 dl) gehalten werden.

ZELLEN IM KOT

RICHARDS (1958, 1962) entdeckte im Kot der Kaulquappen von *Rana pipiens* algenähnliche Zellen von 5—19 μ Durchmesser, die wachstumshemmend wirkten. AKIN (1966), LICHT (1967) und WEST (1960) wiesen diese Zellen z.T. auch bei andern nordamerikanischen Anuren Arten nach und HODLER (brieflich) stellte sie bei *Rana temporaria* fest. Gleiche oder ähnliche Zellen fanden wir regelmässig im Kot aller Kaulquappen aller Versuche. Die Zellen in Abbildung 6 stammen z.B. aus dem Kot der RR Kontrollen von Versuch 1. Da alle Kaulquappen-Gruppen solche Zellen ausschieden, ohne dass bei der mikroskopischen Kotproben-Untersuchung Unterschiede im Ausmass des Befalls auffielen, ist das Vorkommen der Zellen als solches nicht kritisch für die donator- und empfangerspezifischen Crowding Effekte. Falls die Zellen in unseren Versuchen wichtige Übermittler des Crowding Effektes sind, müssten verschiedene D-Typen die Zellen verschieden konditionieren und verschiedene T-Typen verschieden auf gleich konditionierte Zellen reagieren. Darüber ist noch nichts bekannt.

DISKUSSION UND INTERPRETATION

1. Die in den Crowding-Experimenten verwendeten Kreuzungstypen zeigen spezifische Entwicklungsmuster (Abb. 1 und 2), die durch konditioniertes Wasser modifiziert werden (Abb. 4).

2. Unter sonst gleichen Umständen nimmt der hemmende Effekt des konditionierten Mediums mit der Anzahl der Donatoren zu (Versuch 3 und 6); die Interpretation der Effekte als via Medium bewirkte „Pferchschäden“ ist insofern gerechtfertigt. Für das Ausmass der Effekte sind aber noch andere Faktoren als die Anzahl der Donatoren massgebend:

3. Die einzelnen Kreuzungstypen reagieren verschieden sowohl auf intra-als auch auf intertypisch konditioniertes Wasser. ROSE (1960) und AKIN (1966) nahmen an, dass die Crowding-Effekte ziemlich spezifisch wirkten und mit der

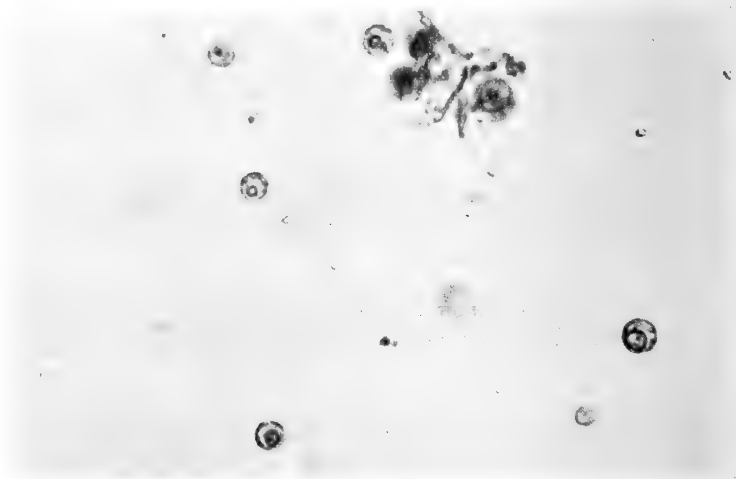


ABB. 6.

Algenähnliche runde Zellen mit grosser Vakuole im Kot von RR-Kaulquappen.

Die abgebildeten Zellen haben einen Durchmesser von ca 7—8 μ .

Foto: Drs. E. und H. Jungen — Hauschteck, Zoologisches Museum der Universität Zürich.

phylogenetischen Distanz abnehmen. LICHT (1967) wies dann aber die Unspezifität des hemmenden Materials nach. Unsere Experimente zeigen, dass selbst innerhalb des *Rana esculenta*-Komplexes verschiedene Reaktionstypen auftreten: *lessonae* wird durch den eigenen Typ (D LL) am wenigsten, *ridibunda* (durch D RR) am meisten gehemmt; LL wird durch EL relativ mehr gehemmt als EL durch EL.

4. Individuelles Selbst-Crowding (Versuch 4), das typenspezifisch verschieden ins Gewicht fällt, macht es schwierig, eine standardisierte Kontrolle einzuführen. In Versuch 1 (Abb. 3), wo die Kontrollen nur alle 6 Tage frisches Wasser erhalten,

ist die Wirkung des Selbst-Crowdings (besonders bei EL; Abb. 4) in der steilen Partie der Wachstumskurve beträchtlich. Die Kontrollen in Versuch 1 sind deshalb eher als Selbst-Crowding-Tests zu werten. In den Versuchen 3 und 6, wo die Kontrollen alle 3 Tage frisches Wasser erhalten, sind die K-Tiere am schwersten. Das Selbst-Crowding scheint anders zu wirken als das inter- und selbst als das intratypische Fremd-Crowding: Wachstum und Metamorphose sind beim Selbst-Crowding verzögert; die Vitalität und das Maximalgewicht sind aber hoch im Vergleich mit Test-Kaulquappen (Abb. 3, 4 und 5, besonders RR).

5. Charakteristisch für Gruppen, die durch fremde Kaulquappen konditioniertes Medium erhalten, ist ausserdem die grosse Streuung ihrer Gewichte im Vergleich zur Kontrolle (Abb. 5). Das Abweichen von einer annähernd normalen Verteilung beruht darauf, dass ein Teil der Kaulquappen stirbt, ein Teil nach einer eventuellen Gewichtszunahme wieder absolut leichter wird, ein Teil jedoch nach oben auslegt und früh, aber relativ leicht metamorphosiert. Ausser in Versuch 6, wo der Rückgang des Durchschnittsgewichtes für ganze Gruppen typisch ist, wurde eine Gewichtsabnahme der leichtesten Kaulquappen auch in den Versuchen 1, 7 und 8 beobachtet. Die Wahl der Reaktion gegenüber dem konditionierten Medium scheint für die einzeln gehaltenen Individuen indirekt genetisch bedingt zu sein, in dem vor allem die Kaulquappen am unteren Ende der genetisch bedingten normalen Variationsbreite der Gewichte gehemmt werden (es starben auch meistens die leichtesten Tiere), während die Individuen am oberen Ende zum „Hasten“ neigen.

6. Diese Ambivalenz der Reaktion unter Pferch-Bedingungen ist, wenn die Tiere zusammen gehalten werden, eine gute Voraussetzung für den „Effekt der Grossen auf die Kleinen“ (ROSE, 1960), selbst unter Tieren aus dem gleichen Gelege. Dass grosse Kaulquappen mehr hemmen als kleine, zeigt Versuch 5 deutlich.

7. In Versuch 5 werden Test-Kaulquappen, die durch kleinere Donatoren konditioniertes Wasser erhalten, schwerer als Kontrollen, die gleich häufig frisches Wasser erhalten. LICHT (1967) fand intra- und interspezifisch fördernde Effekte bei Kaulquappen von *Bufo woodhousei*. Zusammen mit der Typenspezifität der Effekte bei gleichem Donatorengehalt sprechen diese Beispiele dafür, dass der Crowding-Effekt nicht bloss eine Funktion der Masse (Anzahl und Gewicht) der Donatoren pro Volumen ist, indem das Wasser auf unspezifische Art „verbraucht“ (z.B. O₂) oder durch unspezifische Ausscheidungen „vergiftet“ würde. Im konditionierten Medium müssen zusätzlich mindestens Informationen über Art und relative Grösse des Donators in Bezug auf den Empfänger enthalten sein.

8. Über die Natur der hemmenden, resp. fördernden Faktoren sagen unsere Experimente nichts aus. Um allfällige Effekte direkter Interaktionen zwischen

den Test-Kaulquappen (HODLER, Ms.; POURBAGHER, 1967, 1969) auszuschliessen, wurden die Test-Tiere einzeln gehalten, und um an Teile des konditionierten Mediums gebundene mögliche Faktoren wie Kot (HODLER, Ms.), Zellen (RICHARDS, 1958, 1962), Oberflächelfilm (WEST, 1960) nicht unkontrolliert auszuschliessen, wurde der ganze Becherinhalt ausgetauscht. Auffällig ist, dass die Donatoren selbst stärker gehemmt werden als die ihnen zugeordneten Test-Tiere (Versuche 1, 3, 6), wenn mehr als ein Donator das Wasser konditioniert. Entweder macht sich bei den Donatoren der Bewegungseffekt (HODLER, Ms.) bemerkbar und/oder die hemmende Substanz ist flüchtig, so dass einzelne Kaulquappen, die alle 3 Tage das Wasser von 4 Kaulquappen erhalten, weniger geschädigt werden, als 4 Kaulquappen, die 3 Tage lang zusammen in zu Beginn frischem Wasser leben.

9. Dass die Donatoren mehr gehemmt werden als die ihr Wasser erhaltenden Test-Kaulquappen führt — bei gleich schwer startenden D und T — dazu, dass das Durchschnittsgewicht der D bald leichter ist als das der T. Dies bewirkt relativ schwache Crowding-Effekte bei den T, was sich besonders in den Versuchen 1, 8 und 9 bemerkbar macht. Die Crowding-Effekte sind überhaupt in allen unseren Versuchen kleiner als in einem Experiment von BERGER (1968b): BERGER setzte 50 LL- und 50 LR-Kaulquappen (LR gibt Frösche vom Phänotyp *esculenta*) zusammen in 10 l Wasser an; 37 der LL entwickelten keine oder abnormale Vorderbeine. Bei unseren LL-Metamorphosen traten keine Missbildungen auf. Die beiden Versuche sind allerdings nicht direkt vergleichbar, weil wir die Kombination LR nicht testeten.

10. Die Ergebnisse dieser Crowding-Experimente lassen sich spekulativ und vorläufig wie folgt in die bis jetzt bekannten genetischen und ökologischen Gegebenheiten der 3 Grünfrosch-Phänotypen einordnen: *lessonae* ist nach BERGER ein ausgesprochener „pool-frog“, der auch semipermanente, kleine Gewässer bewohnt und an Land überwintert. Seine Kaulquappen sind auf intratypisches Crowding entsprechend wenig empfindlich. Der Typ *ridibunda* bewohnt nach BERGER Seen, Flüsse und grosse Grundwasserteiche, überwintert im Wasser und hat dabei wahrscheinlich einen relativ hohen Sauerstoffbedarf. Seine Kaulquappen (RR) sind auf intratypisches und Selbst-Crowding am empfindlichsten. Der Hybride *esculenta* (bei uns vom Kreuzungstyp EL) bewohnt kleine und grosse Gewässer und überwintert im Wasser oder an Land. Für die Erhaltung seines Phänotyps ist er auf die Kreuzung mit *lessonae* angewiesen. In Mischpopulationen leben LL und EL Kaulquappen ökologisch sympatrisch. In kleinen Gewässern kann es zu Crowding kommen. LL Kaulquappen sind auf das durch EL konditionierte Wasser besonders empfindlich. Der Crowding-Effekt nimmt mit der Grösse und Anzahl der Donatoren zu. Die EL Kaulquappen wachsen schneller und werden grösser als die LL Kaulquappen. Unter bestimmten,

nicht seltenen Umständen sind in Mischpopulationen die *esculenta* \times *lessonae*-Paarungen absolut zahlreicher als die *lessonae* \times *lessonae*-Paarungen (BLANKENHORN, HEUSSER und VOGEL, 1971). Der Effekt der EL auf die LL Kaulquappen wird durch diese Grössen- und Zahlenverhältnisse so verstärkt, dass der Hybride EL in suboptimalen Situationen bereits im Kaulquappenstadium dem Elterntyp LL überlegen sein dürfte.

Beim gegenwärtigen Stand der Forschung im *Rana esculenta*-Komplex ist die Situation insofern bemerkenswert, als der Phänotyp *esculenta* ein Hybride ist (RL oder EL), der 1. bei uns für seine Existenz völlig auf die Gegenwart von *lessonae* angewiesen ist, 2. einseitig vom Reproduktionspotential von *lessonae* profitiert, weil der Typ *lessonae* nur in der homotypischen Kreuzung LL entsteht, 3. ausserhalb des Areals von *ridibunda* allein durch Rückkreuzung mit *lessonae* (EL) entsteht und 4. in *esculenta/lessonae* Mischpopulationen im Kaulquappenstadium als EL einen ausgesprochen hemmenden Einfluss auf den homotypischen Elter LL hat.

SUMMARY

Crowding experiments with tadpoles of homo- and heterotypic crossings of the Phenotypes *esculenta*, *lessonae* and *ridibunda* (*Rana esculenta*-Complex, *Anura*, *Amphibia*).

Crowding experiments were performed with tadpoles of the following crossings within *Rana esculenta*-Complex: *lessonae* \times *lessonae* (LL), *esculenta* \times *esculenta* (EE), *ridibunda* \times *ridibunda* (RR), *esculenta* ♀ \times *lessonae* ♂ (EL), *ridibunda* ♀ \times *esculenta* ♂ (RE) and *esculenta* ♀ \times *ridibunda* ♂ (ER). — Test and control tadpoles were raised singly in beakers with 2 dl of water. The test tadpoles got "conditioned" medium (water+feces+rests of food) from the donors that were defined in respect of crossing type, number per volume and weight. — Alga-like cells were found in the feces of all tadpoles.

Crossing-specific development patterns: All EE died after only slight weight increase; the hybrid EL grows faster and becomes heavier than LL does. Normal development of RR is possible only in large containers.

Crowding effects: The strength of the effects depends upon the number of donors as well as on the weight and crossing type of the donor in relation to the test animals. Tadpoles living singly in unconditioned water show "self"-crowding effects. While RR is most inhibited by intratypically (with RR) conditioned water, LL is least inhibited by LL. LL is most inhibited by the water of EL. — The reaction of the stressed test tadpoles is ambivalent: some individuals decrease in weight and/or die, while others accelerate their development. — 4 donors in 2 dl of water are more inhibited than test tadpoles that receive their water.

Ecological significance: The sensibility of RR tadpoles on intratypically conditioned water has possibly to be seen in relation with the habitat selection of *ridibunda*: large ponds, lakes and rivers. The intratypic tolerance of tadpoles LL is possibly connected with the habitat of *lessonae* as a "pool-frog". In the country, where the investigation was done (Canton of Zurich, Switzerland) the phenotype *esculenta* (EL) is a sterile hybrid (all EE died) that originates from backcrossings with *lessonae* in mixed populations *esculenta/lessonae*. The tadpoles EL and LL live in ecological sympathy. Under suboptimal conditions (crowding) the tadpoles of the homotypic combination LL may be repressed by the hybrid tadpoles EL because LL is most inhibited by EL. This trend is even reinforced by means of the development pattern of EL in comparison with that of LL.

ZUSAMMENFASSUNG

Crowding-Experimente wurden mit Kaulquappen der folgenden Kreuzungskombinationen aus dem *Rana esculenta*-Komplex durchgeführt: *lessonae* × *lessonae* (LL), *esculenta* × *esculenta* (EE), *ridibunda* × *ridibunda* (RR), *esculenta* ♀ × *lessonae* ♂ (EL), *ridibunda* ♀ × *esculenta* ♂ (RE) und *esculenta* ♀ × *ridibunda* ♂ (ER). — Test- und Kontroll-Kaulquappen lebten einzeln in 2 dl Wasser. Die Test-Tiere erhielten „konditioniertes“ Medium (Wasser+Kot+Futterreste) von nach Kreuzungstyp, Anzahl und Gewicht definierten Donatoren. — Algenähnliche Zellen wurden im Kot aller Kaulquappen gefunden.

Kreuzungsspezifische Entwicklungsmuster: Alle EE sterben nach nur geringer Gewichtszunahme; der Hybride EL wächst schneller und wird schwerer als LL. RR entwickelt sich nur in grossen Behältern normal.

Crowding-Effekte: Die Stärke des Effektes hängt von der Anzahl der Donatoren sowie von ihrem Kreuzungstyp und ihrem relativen Gewicht in bezug auf die Test-Tiere ab. Einzeln in unkonditioniertem Wasser gehaltene Kaulquappen hemmen sich selbst. RR ist am sensibelsten auf intratypisch (mit RR) konditioniertes Wasser, während LL die grösste Toleranz gegenüber LL zeigt; LL wird am meisten durch EL gehemmt. — Die Reaktion der Test-Tiere ist ambivalent: die einen werden leichter und/oder sterben, während andere ihre Entwicklung beschleunigen. — Zu 4 in 2 dl Wasser gehaltene Donatoren werden selbst mehr gehemmt, als die dieses Wasser erhaltenden Test-Tiere.

Ökologische Bedeutung: Die Sensibilität der RR Kaulquappen auf intratypisch konditioniertes Wasser ist möglicherweise in Zusammenhang mit der Habitatwahl von *ridibunda* zu bringen: grosse Gewässer; umgekehrt besteht möglicherweise ein Zusammenhang zwischen der intratypischen Toleranz der LL Kaulquappen und dem Habitat von *lessonae*: kleine, auch semipermanente Gewässer. — Im Untersuchungsgebiet (Kanton Zürich, Schweiz) ist der Phänotyp

esculenta ein steriler Hybride, der in Mischpopulationen *esculenta/lessonae* durch Rückkreuzung mit *lessonae* entsteht. Die Kaulquappen EL und LL leben ökologisch sympatrisch. Unter suboptimalen Bedingungen (crowding) sind die hybriden Kaulquappen EL denen der homotypischen Kreuzung LL möglicherweise überlegen, weil LL am meisten durch EL gehemmt wird. Diese Tendenz wird noch verstärkt durch das Entwicklungsmuster von EL im Vergleich zu jenem von LL.

RÉSUMÉ

Des expériences de « crowding » ont été faites avec des têtards de grenouilles vertes (groupe *Rana esculenta*) provenant des croisements suivants: *lessonae* × *lessonae* (LL), *esculenta* × *esculenta* (EE), *ridibunda* × *ridibunda* (RR), *esculenta* ♀ × *lessonae* ♂ (EL), *ridibunda* ♀ × *esculenta* ♂ (RE) et *esculenta* ♀ × *ridibunda* ♂ (ER).

Les têtards ont été élevés individuellement dans 2 dl d'eau. Les animaux recevaient périodiquement un « milieu conditionné » contenant de l'eau, des excréments et des restes de nourriture provenant d'animaux « donateurs » définis d'après le type de croisement, leur nombre et leur poids par volume d'eau. Des petites cellules de RICHARDS ont été trouvées dans les excréments de tous les têtards.

Spécificité de développement des descendants des différents croisements: tous les EE meurent après une croissance très faible. Les hybrides EL croissent plus vite et deviennent plus lourds que les LL. Les RR ne se développent normalement que dans des récipients assez grands.

Effets de crowding: La force de l'effet dépend d'une part du nombre des têtards donateurs et de leur poids relatif, d'autre part du type de croisement. De plus, les têtards tenus seuls dans de l'eau non conditionnée se gênent eux-mêmes. Les animaux RR sont les plus sensibles aux effets intratypiques tandis que LL est relativement insensible à LL. Les LL sont par contre les plus ralentis par EL.

Réaction des têtards hétérogènes: les uns deviennent plus légers ou meurent, les autres se développent plus vite. Les têtards donateurs élevés à 4 individus pour 2 dl d'eau sont plus ralentis dans leur évolution que les animaux qui reçoivent « le milieu conditionné » de ces donateurs.

Signification écologique: La sensibilité des animaux RR à un conditionnement intratypique est probablement en relation avec leur biotope préférentiel: des eaux vastes et profondes. D'autre part, la tolérance intratypique des LL semble correspondre à leurs biotopes: petits étangs et mares.

Dans le Canton de Zurich, Suisse, le phénotype *esculenta* est un bâtard stérile trouvé dans des populations mixtes de *esculenta* et *lessonae*, issu des recroisements *esculenta* × *lessonae*. Les têtards EL et LL vivent en sympatrie

écologique. Sous des conditions suboptimales (crowding) les têtards EL semblent être supérieurs à LL: LL est le plus gêné par EL, tendance encore renforcée par le développement plus rapide de EL.

LITERATUR

- AEBLI, H. 1966. Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria* in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). *Revue suisse Zool.* 73: 1-35.
- AKIN, G. C. 1966. Self-inhibition of growth in *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol. Zoöl.* 39: 341-356.
- BERGER, L. 1964. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? *Annls zool. Warsz.* 22: 245-261.
- BERGER, L. 1966. Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznań. *Annls zool. Warsz.* 23: 303-324.
- BERGER, L. 1967. Embryonal and larval development of F₁ generation of green frogs different combinations. *Acta zool. cracov.* 12: 123-160.
- BERGER, L. 1968a. Morphology of the F₁ generation of various crosses within *Rana esculenta*-complex. *Acta zool. cracov.* 13: 301-324.
- BERGER, L. 1968b. The effect of inhibitory agents in the development of green-frog tadpoles. *Zoologica Pol.* 18: 381-390.
- BERGER, L. 1969. Systematics of forms within *Rana esculenta* complex. *Przegl. zool.* 13: 219-238.
- BERGER, L. 1970. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development. *Annls zool. Warsz.* 27: 373-416.
- BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER und P. VOGEL. 1971. Drei Phänotypen von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta*-Komplex in der Schweiz. *Revue suisse Zool.* 78: 1242-1247.
- ESCHER, K., 1972. Die Amphibien des Kantons Zürich. *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich* 117: 335-380.
- GEIGY, J. R. 1968. Wissenschaftliche Tabellen. Documenta Geigy. *Pharma, Basel*, 7. Aufl.
- GÜNTHER, R. 1968. Morphologische und ökologische Untersuchungen zur Unterscheidung von *Rana esculenta* L. und *Rana ridibunda* Pall. *Zool. Jb. (Syst.)* 95: 229-264.
- GÜNTHER, R. 1970. Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia). *Biol. Zbl.* 89: 327-342.
- HODLER, F. 1958. Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von *Rana temporaria* L. *Rev. suisse Zool.* 65: 350-359.
- HODLER, F. Untersuchungen über den Crowding-Effekt an Kaulquappen von *Rana temporaria* L. (Unpubl. Ms.).
- KARAMAN, S. 1948. Prilog herpetologiji severne Srbije. *Prirodosl. Istraz.* 24: 51-74.
- KAURI, H. 1959. Die Rassenbildung bei europäischen *Rana*-Arten und die Gültigkeit der Klimaregeln. *Annls Soc. Tartu* 2: 1-174.
- LICHT, L. E. 1967. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects. *Ecology* 48: 736-745.

- MERTENS, R. und H. WERMUTH. 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. *W. Kramer, Frankfurt a.M.*
- POURBAGHER, N. 1967. Sur l'effet de groupe chez les têtards de divers amphibiens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 265: 1244-1247.
- POURBAGHER, N. 1969. Etude expérimentale de l'effet de groupe chez les têtards de Batraciens. *Revue Comport. anim.* 3: 75-119.
- RICHARDS, C. M. 1958. The inhibition of growth in crowded *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol. Zoöl.* 31: 138-151.
- RICHARDS, C. M. 1962. The control of tadpole growth by alga-like cells. *Physiol. Zoöl.* 35: 285-296.
- ROSE, S. M. 1960. A feedback mechanism of growth control in tadpoles. *Ecology* 41: 188-199.
- WALLIS, W. A. und H. V. ROBERTS. 1969. Methoden der Statistik. *Rororo Handbuch. Rowohlt, Hamburg.*
- WEST, L. B. 1960. The nature of growth inhibitory material from crowded *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol. Zoöl.* 33: 232-239.

Adresse de H. Heusser :

CH-8127 Forch - Zürich
Schweiz

Adresse de H. J. Blankenhorn :

Langenmatt 754
CH-8614 Mönchaltorf
Schweiz

Über Knochentumoren (*Osteoma durum*) bei *Pogonias cromis* Cuvier (Perciformes, Sciaenidae) von Los Cerros, Uruguay

von

G. PILLERI

Mit 1 Tafel

Pogonias cromis, „Corvina negra“ („sea drum“) genannt kommt häufig an der atlantischen Küste Uruguays und auch im Rio de La Plata vor und gilt als einer der besten komestiblen Fische. Es gehört der Familie Sciaenidae an, wovon die meisten pelagischen Vertreter u.a. bioakustisch von Interesse sind, da sie unter Wasser trommelnde oder schrillende Geräusche erzeugen (BERTIN und ARAMBOURG, 1958; TAVOLGA, 1964). Von den Sportfischern in Uruguay ist „corvina“ sehr begehrt und wird oft mit Angelrute gefangen. Die Zubereitung ist der berühmte „asado“, indem man den Fisch, wie Rindfleisch am offenen Feuer bratet. Es war eben während des Essens eines solchen Fisches im Dorf Los Cerros bei Punta del Diablo (Rocha), als ich entdeckte, die ganze Wirbelsäule war von eigenartigen Knochenneubildungen durchsetzt, die vor allem die Fortsätze der Wirbel befielen. Leider war das Essen schon so weit fortgeschritten, dass ich nur einen Teil der Wirbel retten konnte. Das gereinigte Präparat ist auf Tafel 1 dargestellt. Es sind bis kirschengrosse rundliche Osteome, welche sowohl die dorsalen als auch ventralen Fortsätze meistens beidseits beulenförmig auftreiben. Manchmal ist auch der Wirbelbogen betroffen, hingegen sind die Wirbelkörper unversehrt. Der Wirbelkanal ist überall durchgängig. Die Oberfläche der Osteome ist glatt, nur an manchen Stellen weisen sie eine umschriebene rauhe Fläche auf. Sie haben einen kompakten Bau und gehören somit dem Typus des *Osteoma durum*, bzw. *eburneum* der multiplen Exostosen an. Die Ursache der Entwicklung solcher Tumoren, die

auch in der Säugetierpathologie vorkommen, ist noch unbekannt. Eine traumatische Genese scheint sehr unwahrscheinlich (MAWDESLEY-THOMAS, 1971).

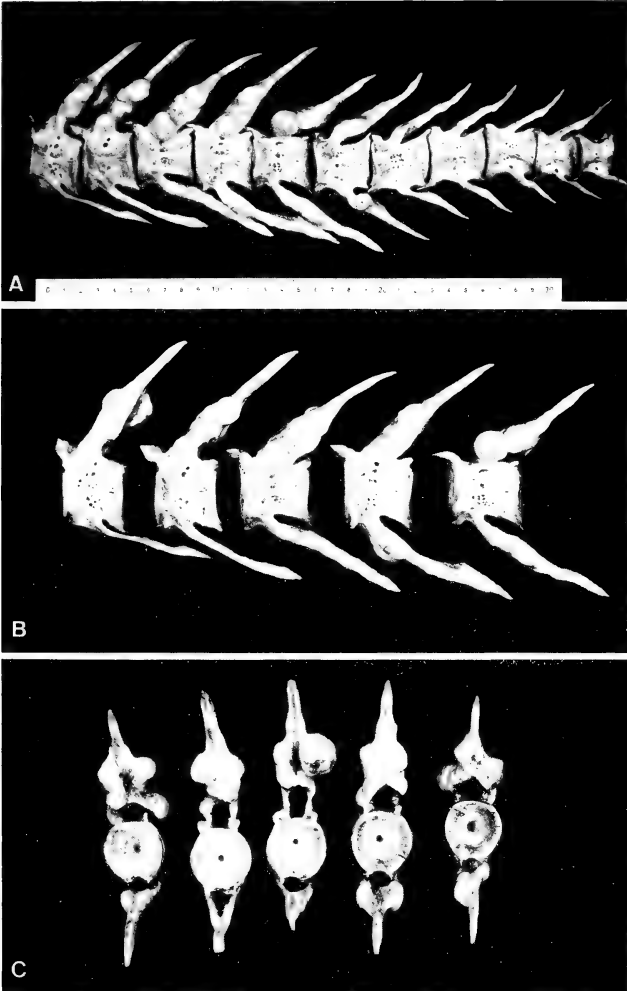
Osteome gehören zu den ersten beschriebenen Neoplasien der Fische und schon 1655 ist davon die Rede (siehe Gesamtliteratur bei MAWDESLEY-THOMAS, 1971). Eine der unsrigen ähnliche Beobachtung findet sich in der Arbeit von BERTULLO und TRAIBEL (1955) über Osteome der Rippen bei mehreren Exemplaren von *Micropogon opercularis* der uruguayischen Küste. Für das häufige Vorkommen der Tumoren (90% der Fische waren befallen!) finden die beiden Autoren auch keine Erklärung. Ob die häufige Infestation mit *Tettrahynchus* eine Rolle dabei spielt, ist fraglich.

LITERATUR

- BERTIN, L. et C. ARAMBOURG. 1958. Super-ordre des Téléostéens (Teleostei). In: Grassé, Traité de Zoologie, XIII, pp. 2393-2394. Masson, Paris.
- BERTULLO, V. R. y R. M. TRAIBEL. 1955. Neoplasma de las peces de las costas uruguayas. An. Fac. Vet. Urug. 6; 1-5.
- MAWDESLEY-THOMAS, L. E. 1971. Neoplasia in fish: A review. In: Current topics in comparative pathobiology, ed. by TH. C. Cheng, pp. 87-170. Academic Press, New York and London.
- TAVOLGA, W. N. (Ed.). 1964. Marine bio-acoustics. Pergamon Press, Oxford, 187 pp.

Adresse de l'auteur :

Hirnanatomisches Institut der Psychiatrischen Universitätsklinik Bern
Untere Zollgasse 71 (Waldau)
CH-3072 Ostermundigen
Schweiz



Wirbelsäule (unkomplett) von *Pogonias cromis* CUVIER von Los Cerros
 (Pta del Diablo, Uruguay) mit Osteomen: A, B = Profilansicht,
 C = Wirbel kaudal gesehen.

Hémiptères Réduviides cavernicoles du Sud-Ouest africain

par

André VILLIERS

Avec 1 figure dans le texte

La petite collection de Réduviides cavernicoles du Sud-Ouest africain réunie par MM. P. von Wrede et P. Strinati est particulièrement intéressante du fait que la faune souterraine de cette région est particulièrement mal connue. Malheureusement, plusieurs espèces ne sont représentées que par des larves indéterminables.

Les Insectes mentionnés ici appartiennent au Muséum d'Histoire naturelle de Genève; il est dommage qu'ils soient en mauvais état du fait de leur conservation en alcool.

Sous-Famille: EMESINAE

Tribu: *Leistarchini*

***Bagauda wagneri* Villiers**

Bagauda wagneri Villiers, 1949, *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, n.s. 23, (2), p. 329 et 331, fig. 181 et 182; holotype ♂: Sud-Ouest africain, Omaruru (Musée de Hamburg).

Ghaubhöhle, Otavi, 29-IV-1972, 2♂, 1 larve. — Albathöhle, Otavi, 30-IV-1972, 1 larve.

Tribu: *Emesini*

Genre ***Strinatiella* n. gen.**

Voisin de *Myiophanes* Reuter, 1881

Tête courte, le lobe antérieur avec sa partie préantennaire beaucoup plus courte que la distance qui sépare l'œil du sommet de la saillie antennifère. Yeux petits. Lobe postérieur de la tête semi-arrondi. Articles I et II du rostre subégaux. Premier article des antennes n'atteignant pas le niveau du milieu des hémélytres.

Pronotum médiocrement allongé, faiblement étranglé entre les deux lobes, le lobe postérieur convexe, de peu plus large que l'antérieur, tronqué droit en arrière. Scutellum triangulaire avec une bosse arrondie au milieu; métanotum simple, inerme.

Pattes antérieures grêles, les fémurs antérieurs avec deux séries formées de petites épines et d'épines plus fortes insérées sur de courts processus coniques. Tibias antérieurs fortement épineux en dessous, égalant environ les quatre cinquièmes de la longueur des fémurs. Tarse antérieur subcylindrique, égal au cinquième de la longueur du tibia, ses trois articles subégaux. Pattes intermédiaires et postérieures longues et grêles, les fémurs postérieurs dépassant un peu l'apex des hémélytres.

Hémélytres assez larges, dépassant l'abdomen, ayant le même type de nervation que chez *Myiophanes* s. str., c'est-à-dire avec une branche de la nervure cubitale libre et émise de la marge interne de la cellule discale.

Corps, antennes et pattes densément hérissés de longues soies.

Espèce-type du genre: *S. hirsuta*, n. sp.

OBSERVATIONS: Ce genre diffère de *Myiophanes* Reuter, 1881, par la tête bien plus courte, le pronotum sans forte constriction entre les deux lobes, etc. Il diffère de *Paramyiophanes* Wygodzinsky 1966 et *Perimyophanes* Wygodzinsky 1966, par le pronotum beaucoup plus court et large en avant, et par la présence de la nervure libre dans la cellule discale des hémélytres.

***Strinatiella hirsuta*, n. sp.**

Longueur: 11 mm environ. — Figure 1.

Tête et pronotum jaunâtres. Premier article du rostre jaunâtre sombre, les articles II et III testacés. Articles I et II des antennes brunâtres, les I avec un très petit anneau blanchâtre à l'apex, le II avec un anneau semblable à la base, articles III et IV jaunâtres. Pronotum jaunâtre. Hémélytres concolores, brun clair avec les nervures blanchâtres dans la moitié basilaire. Hanche, trochanter et fémur antérieur testacés, ce dernier assombri sur le tiers apical, sauf à l'apex lui-même qui est étroitement bordé de blanchâtre. Tibia antérieur brunâtre avec l'extrême base et l'apex un peu plus clairs. Pattes intermédiaires et postérieures testacées avec les genoux blanchâtres.

Tête, sans le cou, un peu moins d'une fois et demie plus longue que large avec les yeux. Lobe antérieur un peu plus de deux fois plus long que le lobe postérieur. Sillon interoculaire fortement arqué. Yeux assez saillants, deux fois moins larges, vus de dessus, que l'espace interoculaire.

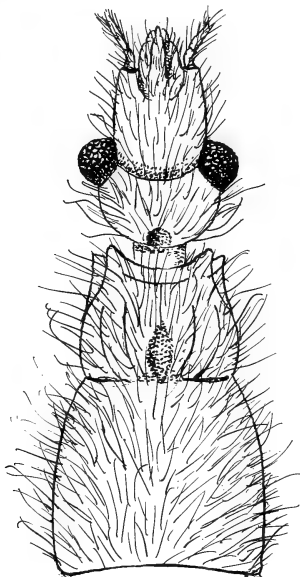


FIG. 1.

Strinatiella hirsuta, n. gen., n. sp., femelle, avant-corps.

Pronotum un peu moins d'une fois et demie plus long que large, le lobe postérieur une fois et demie plus long que l'antérieur. Angles antérieurs prolongés en saillie conique mousse à l'apex.

Fémur antérieur environ quinze fois plus long que large, le bord inférieur avec, au côté externe, une rangée de huit tubercules spinifères séparés l'un de l'autre par quatre à sept petites épines; rangée interne ne commençant que vers le sixième basal de la longueur du fémur et comptant sept très petits tubercules spinifères séparés par des épines petites, mais robustes.

SUD-OUEST AFRICAÏN: Ghaubhöhle, Otavi, 29-IV-1972, P. von Wrede et P. Strinati coll., holotype ♀ du Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Je rapporte à cette espèce trois larves de même provenance.

Sous-Famille: REDUVIINAE

Cette sous-famille n'est représentée que par des larves indéterminables.

Gen. sp. 1

Albathöhle, Otavi, 30-IV-1972. — Larve de 15 mm appartenant peut-être au genre *Khafra* Distant, bien représenté dans les cavernes africaines.

Gen. sp. 2

Gaubhöhle, 29-IV-1972. — Très petite larve appartenant à un genre indéterminable.

Gen. sp. 3

Nosibhöhle, 2-V-1942. — Une patite série de larves appartenant peut-être au genre *Acanthaspis* Amyot et Serville.

Adresse de l'auteur :

Laboratoire d'Entomologie,
Muséum national d'Histoire naturelle,
45, rue de Buffon
Paris-V^e
France

Zwei neue Synonyme in der Gattung *Epeorus* EATON (Insecta, Ephemeroptera: Heptageniidae)

Sur les Ephéméroptères du Muséum d'Histoire naturelle
de Genève III*

von

Volker PUTHZ

Arten der Gattung *Epeorus* Eaton gehören zu den auffälligsten Heptageniiden der europäischen Fauna und sind — zumindest wegen ihrer „zweischwänzigen“ Nymphen — jedem Limnologen bekannt. Sechs valide Taxa sind zur Zeit aus dem europäischen Faunengebiet bekannt. Zwei von ihnen — in der Literatur bisher kaum berücksichtigt — werden im folgenden besprochen.

Anlass dazu bot die Revision der Typen von *Epeorus sylvicola* (Ed. Pictet), die mir liebenswürdigerweise von Herrn Dr. B. Hauser (Muséum d'Histoire naturelle, Genève) zur Untersuchung anvertraut wurden, ihm sei auch hier dafür gedankt.

Ausserdem habe ich Herrn Prof. Dr. J. Aubert (Lausanne) für die Ausleihe spanischen *Epeorus*-Materials und Mr. P. Ward (British Museum Natural History, London) für Übersendung typischen Materials des *Epeorus (geminum)* Eaton zu danken.

* Contributions précédentes:

- I. THOMAS, A. 1968. Sur la taxonomie de quelques espèces d'*Ecdyonurus* du sud-ouest de la France. *Annales de Limnologie* 4: 51-71.
- II. SOWA, R. 1970. Sur la taxonomie de *Rhithrogena semicolorata* (Curtis) et de quelques espèces voisines d'Europe continentale (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Revue suisse Zool.* 77: 895-920.

Epeorus sylvicola (Ed. Pictet 1865)*Baetis sylvicola* Ed. Pictet 1865, Syn. Névr. Esp. 24 f., figs.*Heptagenia sylvicola*; Eaton, 1871, Trans. ent. Soc. Lond.: 147*Epeorus sylvicola*; Eaton, 1887, Entomologist's mon. Mag. 24: 6*Epeorus sylvicola*; Eaton, 1888, Trans. Linn. Soc. Lond. (2) 3: 322*Epeorus geminus* Eaton 1885, l.c.: 238, f.*Epeorus geminus*; Kimmins, 1960, Bull. Br. Mus. nat. Hist. 9: 280, fig.*Epeorus assimilis* Eaton 1885, l.c. 239 nov. syn.*Epeorus assimilis*; Kimmins, 1960, l.c.: 280, fig.*Epeorus assimilis*; Berthélemy und Thomas, 1967, Annl. Limnologie 3: 65 ff., figs.

In der Sammlung des Muséum d'Histoire naturelle, Genève befanden sich 5 genadelte *sylvicola*-Syntypen Edouard Pictets: zwei einigermassen erhaltene Männchen, ein Thorax-Abdomen-Flügel-Fragment mit zwei Beinen sowie zwei Thorax-Bein-Fragmente.

Die beiden Männchen und das grössere Fragment habe ich in Alkohol überführt und das am wenigsten beschädigte Männchen als LEKTOTYPUS designiert:

♂ — LEKTOTYPUS (in Alkohol): Flügel etwas beschädigt, ein Cercus teilweise fehlend, Abdomen vom übrigen Körper getrennt, Genitalien in einem mikroskopischen Präparat (löslich in Xylol). Das Tier trägt folgende Etiketten: *Baetis sylvicola* Edouard Pictet (original) (Rückseite: *Baetis* n. sp.); unles. 4 ♂; Granjas Juillet 1859 (gedruckt); 4 (gedruckt); 620 Granjas 48. Espagne Coll. Pictet; *Epeorus sylvicola* (Pictet) [= *Baetis sylvicola* Pictet] ♂ — LEKTOTYPUS/Puthz 1971 Genitalia im mikrosk. Präp.

♂ — Paralektotypus: ibidem, Abdomen angefärbt, Genitalien durch *Anthrenus*-Frass beschädigt, in mikroskopischem Präparat. Paralektotypus (Thorax-Abdomen-Flügel-Fragment mit zwei Beinen) trägt noch das Etikett: *Epeorus sylvicola* Edouard Pictet. syn. *Baetis sylvicola* Edouard Pictet *Heptagenia sylvicola* Eaton 1871 *Epeorus geminus* Eaton 1885 1—4 Eaton verif. (Handschrift Eaton).

Die Untersuchung der beiden ♂♂ ergab: Der ♂ — Lektotypus besitzt folgende für *Epeorus (assimilis)* von BERTHÉLEMY und THOMAS festgestellte Charaktere: den etwa breit-V-förmigen Ausschnitt zwischen den Penisloben, die stark divergierende Gestalt der parasagittalen Penissklerite, der linke Penislobus besitzt 2, der rechte 3,5 Zähne, das 1. Stylierglied trägt eine wenig deutliche Beule, die Stylierbasis ist ohne seitlichen Vorsprung, die Ventralfärbung des Abdomens zeigt (nicht sehr stark) den „*assimilis*“-Typ, in den Massen passt der Lektotypus nur zu (*assimilis*).

Auch der ♂ — Paralektotypus kann trotz beschädigter Genitalien nur (*assimilis*) zugeordnet werden, er trägt am rechten Penislobus 4 Zähnen.

Von den sieben zur Unterscheidung zwischen (*assimilis*) und *torrentium* Eaton von BERTHÉLEMY und THOMAS angegebenen Merkmalen passen somit alle zu (*assimilis*) — es konnten auch keine weiteren, abweichenden, festgestellt werden! —, weswegen dieser Name als jüngeres Synonym hiermit eingezogen wird.

Auch Typen des *Epeorus* (*geminus* Eaton) (aus Portugal), die ich ebenfalls auf diese Merkmale hin untersucht habe, zeigen die oben festgestellten Charaktere.

Der Fundort der *sylicola*-Typen (San Ildefonso) liegt in etwa 1200 m Höhe an der Sierra Guadarrama. Mir liegen aus coll. AUBERT (Lausanne) mehrere adulte Exemplare vom Rio Navalmedio/Ventorillo/Sierra Guadarrama (etwas weniger als 20 km von San Ildefonso entfernt und nur wenig höher gelegen) vor, die ebenfalls eindeutig zu *sylicola* (*assimilis*) gehören und die hier ausgesprochene Synonymie bekräftigen.

In der Limnofauna Europaea (ILLIES, 1967) sind die Punkte aus Spalte 94 in Spalte 95 zu übertragen und hier die Regionen 1 und 2 durch einen vollen Punkt zu ersetzen.

Epeorus torrentium Eaton 1881

Epeorus torrentium Eaton 1881, Entomologist's mon. Mag. 18: 26

Epeorus torrentium; Kimmins, 1960, Bull. Br. Mus. nat. Hist. 9: 282, fig.

Epeorus torrentium; Berthélemy und Thomas, 1967, Annls. Limnologie 3: 65, figs.

Epeorus bernardezi Navas 1924, Broteria, Zool. 21: 136 f. figs. nov. syn.

Durch die beispielhaften Untersuchungen von BERTHÉLEMY und THOMAS (1967) wurde die Artberechtigung von *Epeorus torrentium* eindeutig nachgewiesen.

NAVAS hat 1924 aus Lugo (Nordwestspanien) nach einem an den Beinen beschädigten Männchen *Epeorus bernardezi* beschrieben. Der Typus befindet sich weder in Barcelona noch im Colegio del Salvador, Zaragoza, er muss deshalb als verschollen oder zerstört angesehen werden (vgl. a. AUBERT, 1956: 209 zu Plecopterentypen NAVAS').

Da die aus der dürftigen Diagnose zu ersiehenden Merkmale eindeutig auf die Gattung *Epeorus* und hier gut auf *Epeorus torrentium* passen (Genitalabbildung, Beschreibung der ventralen Abdominalfärbung („linea media longitudinali fusco-nigra“) und Grösse), bin ich von der hier ausgesprochenen Synonymie überzeugt.

Bemerkenswert erscheint mir übrigens, dass NAVAS in keiner anderen (mir bekannten) seiner zahlreichen Arbeiten über Ephemeropteren der iberischen Halbinsel je die Gattung *Epeorus* erwähnt hat, obwohl sie dort durchaus häufig ist: mir liegen zum Beispiel viele eigene Nymphenfunde aus den Provinzen Santander, Oviedo, Leon und Orense — der Provinz Lugo benachbart — vor.

Epeorus torrentium Eaton, der sich im Nymphenstadium offenbar nicht von *E. sylvicola* trennen lässt, ist bisher sicher nur aus Frankreich (inklusive gesamte Pyrenäen: vgl. a. THIBAUT, 1971) bekannt. Meldungen vor 1967 bedürfen der Revision.

Für ausgeschlossen darf aber wohl das Vorkommen dieser Art in Japan gelten, woher sie von UENO (1928: 34) gemeldet wird.

LITERATUR

- AUBERT, J. 1956. Contribution à l'étude des Plécoptères d'Espagne. *Mém. Soc. vaud. Sci. nat.* 11: 209-276.
- BERTHÉLEMY, C. und A. THOMAS. 1967. Note taxonomique sur *Epeorus torrentium* Eaton, 1881 et *E. assimilis* Eaton, 1885 [Ephemeroptera, Heptageniidae]. *Annls. Limnologie* 3: 65-74.
- EATON, A. E. 1871. A monograph on the Ephemeridae. *Trans. ent. Soc. Lond.*: 1-164, 6 plates.
- EATON, A. E. 1881. An announcement on new genera of the Ephemeridae. *Entomologist's mon. Mag.* 18: 21-27.
- EATON, A. E. 1883-1888. A revisional monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. *Trans. Linn. Soc. Lond.* (2) 3: 352 pp., 65 pl.
- EATON, A. E. 1887. Notes on the entomology of Portugal. IX. Ephemeridae. *Entomologist's mon. Mag.* 24: 4-6.
- ILLIES, J. 1967. Limnofauna Europaea. *Stuttgart*, X + 474 pp., 1 Karte.
- KIMMINS, D. E. 1960. The Ephemeroptera types of species described by A. E. Eaton, R. McLachlan and F. Walker, with particular reference to those in the British Museum (Natural History). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* 9: 269-318.
- NAVAS, L. 1924. Mis excursiones entomológicas del verano de 1924. *Broteria Ser. Zool.* 21: 115-150.
- PICTET, A. E. 1865. Synopsis des Névroptères d'Espagne. *Genève*, 123 pp., 14 pl.
- THIBAUT, M. 1971. Écologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. II. Les fluctuations thermiques de l'eau; répercussion sur les périodes de sortie et la taille de quelques Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères. *Annls. Hydrobiol.* 2: 241-274.
- UENO, M. 1928. Some Japanese Mayfly nymphs. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., Ser. B.* 4: 19-63, 15 pl.

Adresse de l'auteur :

Limnologische Fluss-Station des Max-Planck-Instituts für Limnologie,
Postfach 102
D-6407 Schlitz
Deutschland.

Sur une espèce ancienne et mal connue
du genre *Phauloclavelia* Haupt:
Pompilus turgidus Tournier 1890
(Hymenoptera: Pompilidae)

par

Raymond WAHIS

Avec 1 carte

C'est en 1890 qu'apparaît pour la première fois, dans la littérature, le nom *turgidus* utilisé par TOURNIER pour une espèce nouvelle du genre *Pompilus* basée sur une ♀ unique provenant de Montpellier (Hérault).

HAUPT (1926-27) considère cette espèce comme synonyme de *Psammochares sericeus* Lind. (= *Agenioideus sericeus* Lind.) mais, de toute évidence, ses conclusions sont tout au plus basées sur une simple lecture de la description originale et non sur l'examen du type. JUNCO y REYES (1960) reprend comme telles les conclusions sommaires de l'auteur allemand.

Il faut attendre 1958 pour que NOUVEL et RIBAUT signalent à nouveau la ♀ de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-orientales). Ces deux auteurs lui reconnaissent une position subgénérique particulière parmi les autres *Pompilus* s. lat. sans toutefois la désigner nommément.

Tout récemment (1970), WOLF l'introduit dans le genre *Evagetes* Lep. et de BEAUMONT admet que c'est sans doute là qu'elle est le mieux placée tout en insistant sur ces caractères morphologiques spéciaux; il note également qu'il possède un ♂ qui pourrait appartenir à l'espèce.

Ma curiosité mise en éveil par la lecture de ces différents travaux, je m'intéressai de plus près à cette espèce et obtins en prêt la ♀ type de TOURNIER (déposée au Muséum de Genève et communiquée par M. le Dr Cl. Besuchet) ainsi qu'un spécimen de Banyuls de la collection de Beaumont.

Ces ♂♂ appartiennent, sans doute possible, au genre *Phauloclavelia* Haupt 1962, bien caractérisé par PRIESNER en 1966, dont elles possèdent tous les caractères distinctifs, à savoir notamment: les yeux \pm réniformes et particulièrement étroits par rapport à l'espace frontal, la distance interoculaire au vertex plus large qu'au niveau des joues, les ocelles disposés en angle obtus, la tête peu ou pas rétrécie derrière les yeux, les antennes massives et relativement courtes, le postscutellum étroit et de forme linéaire, les pattes relativement courtes, le stigma alaire bien développé, etc.

Plusieurs espèces ont été décrites par HAUPT (1962) d'Israël et par PRIESNER (1955, 1966) d'Égypte et de Chypre, ce dernier produisant également un tableau d'identification des ♀♀.

En 1970 (sous presse), j'ai montré que les espèces du genre *Chionoapterus* Priesner 1966, dont les ♂♂ seuls sont connus, correspondent pour une très large part à celles du genre *Phauloclavelia* dont seules des ♀♀ ont été décrites.

A ce stade de mes recherches, mon attention fut attirée par le ♂ d'un autre pompilide français, décrit par NOUVEL et RIBAUT en 1958 de Carpentras (Vaucluse), localité d'où de BEAUMONT signale avoir capturé *turgidus* et dont la ♀ est restée inconnue, en l'occurrence *Aporoideus alius*.

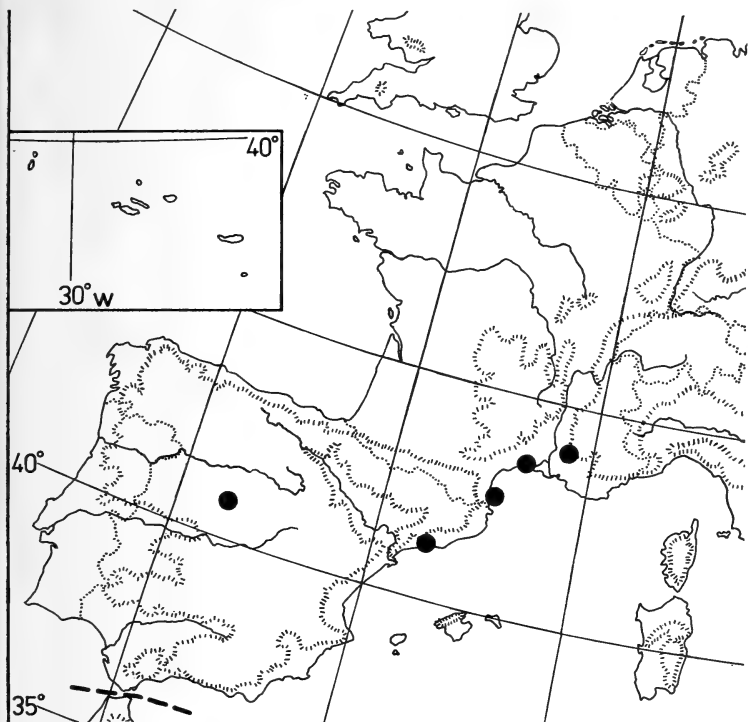
Par chance et grâce à l'obligeance de mon collègue Heinrich WOLF (Plettenberg, Westfalen), je disposais d'un Paratype de cette espèce. Sa comparaison avec les ♂♂ d'autres *Phauloclavelia* devait rapidement lever mes derniers doutes sur sa réelle appartenance à ce genre.

Contrairement aux *Agenioideus* vrais, le ♂ d'*alius* présente les articles apicaux (9 à 11) de la face interne du funicule distinctement dilatés à leur base ce qui donne à cette partie de l'antenne un aspect noduleux; de plus, les griffes des pattes I sont symétriques c'est-à-dire toutes deux dentées alors qu'elles sont par contre asymétriques chez les ♂♂ d'*Agenioideus*.

Il faut noter que WOLF (i.l.) considère *alius* comme voisin de *sericeus* Lind (donc du genre *Agenioideus*) et qu'il lui attribue une ♀ laquelle se distingue seulement par quelques détails de coloration (face interne des antennes brunâtre) et de pruinosité (plus brune que grise). Sans l'avoir vue, je pense cependant que ces particularités sont à considérer sous l'angle de la variabilité intraspécifique de *sericeus* Lind.

Pour clore ces considérations, j'ajouterai que *turgidus* Tournier présente beaucoup d'analogie de structure avec l'*Arachnotheutes rufithorax* Costa, la partie déclive du propodeum d'*Arachnotheutes* est cependant beaucoup plus abrupte que celle de *Phauloclavelia*. Les deux genres devraient probablement être réunis ou considérés en tant que sous-genres, *Arachnotheutes* conservant la priorité. Je ne puis néanmoins me prononcer formellement sur ce point étant donné l'insuffisance de mon matériel de comparaison.

Le genre *Phauloclavelia* Haupt qui paraissait jusqu'à présent confiné dans le bassin oriental de la Méditerranée voit ainsi sa distribution étendue à la partie occidentale du même (carte 1).



CARTE 1

Etat actuel des connaissances sur la répartition en Europe
de *Phauloclavelia turgida* TOURNIER.

SYNONYMIE ET INDICATIONS DE CAPTURE

Phauloclavelia turgida (TOURNIER) 1890. Nouvelle combinaison.

! *Pompilus turgidus* Tournier, 1890, Ent. genev., 1, P. 11/12, p. 195, n°57 (♀, Montpellier); Lectotype ♀ (Mus. Hist. nat. Genève).

Pompilus exagitus Tournier, i. coll (♀, Montpellier, Mus. Genève).

- Pompilus turgidus* Dalla Torre, 1897, Catal. Hymenopt., VIII. Fossores, p. 329.
- Pompilus turgidus* Haupt, 1926-27, Monograph. Psammocharidae, Dt. ent. Z., p. 182 (= *Psammochares sericeus* LIND).
- Pompilus* (subgen. ?) *turgidus* Nouvel et Ribaut, 1958, Vie Milieu 9, (2), suppl. p. 20 (♀, Banyuls 11.VII.1955).
- * *Agenioides* (recte *Aporoideus*) *alius* Nouvel et Ribaut, 1958, Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 93, pp. 511-512. figs. 1-2 (♂, Vaucluse: Carpentras) Type ♂ (coll. P. M. F. Verhoeff, Den Dolder-Holland) Nouvelle synonymie.
- Pompilus turgidus* Junco y Reyes, 1960, Consej. sup. cientif. Inst. esp. Ent., p. 35 (liste des espèces paléarctiques).
- Pompilus* (*Schizanoplius*) *leucopterus* Junco y Reyes, 1960, Idem, pp. 149-152, figs. 377-379, p. 155 (♀, Avila: Navalperal) Identification incorrecte.
- Evagetes turgidus* Wolf, 1970, Beitr. Ent., 20 (1/2), pp. 53-59 (table), p. 77 (♀, Banyuls, Tarragona).
- Evagetes turgidus* De Beaumont, 1970, Revue suisse Zool. 77 (1), n° 16; p. 251 (♀, ♂ ? non décrit; Montpellier, Banyuls-sur-Mer, Carpentras).

Matériel examiné: Hérault: Montpellier ♀ Lectotype (Lichstenstein, Mus. Genève), Pyrénées-orientales: Banyuls-sur-Mer ♀ 2.VII. au 5.VIII.1934 (coll. de Beaumont), Vaucluse: Carpentras ♂ 23.VIII.1956 (leg. P. M. F. Verhoeff, dét. *Pompilus alius* ♂ Ribaut et *Agenioideus alius* ♂ Nouvel et Ribaut, Wolf 1969, coll. Wolf).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BEAUMONT, J. de. 1970. Les Pompilides de la collection H. Tournier (*Hym.*). 2^e partie. *Revue suisse Zool.* 77, fasc. 1, n° 16, pp. 247-260.
- DALLA TORRE, K. W. von. 1897. Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus, Vol. VIII. Fossores (Sphegidae). *Lipsiae*, Pompilides pp. 195-346.
- HAUPT, H. 1926-27. Monographie der Psammocharidae (Pompilidae) Mittel-, Nord- und Osteuropas. *Dt. ent. Z.*: pp. 1-367.
- HAUPT, H. 1962. The pompilidae of Israel. *Bull. Res. Coun. Israel* 11 B: pp. 1-70.
- JUNCO y REYES, J. J. 1960. Himenopteros de España (Fam. Pompilidae = Psammocharidae), Gens: *Agenioideus*, *Pompilus* y *Evagetes*. *Consejo sup. Invest. cienc. Inst. esp. Ent.*, Madrid, pp. 1-357.

- NOUVEL, H. et H. RIBAUT. 1958. Trois Pompilides nouveaux de la France méridionale (Hym. Pompilidae). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 93: pp. 511-518.
- PRIESNER, H. 1955. A review of the Pompilidae of Egypt. *Bull. Soc. ent. Egypte* 39: pp. 1-215.
- PRIESNER, H. 1966. Einiges über Pompiliden (Hymenoptera). 2 Teil. *Nachrbl. bayer. Ent.* 15 (7/8): pp. 57-60.
- TOURNIER, H. 1890. Etude de quelques Pompilides d'Europe et contrées limitrophes. *Ent. genèv.* 1: pp. 133-140, 154-178, 194-219.
- WAHIS, R. 1970. Nouvelle contribution à la connaissance des Hyménoptères Pompilides de la Yougoslavie (Hym. Pompilidae). *Bull. Rech. agron. Gembloux* (sous presse).
- WOLF, H. 1970. Zur Kenntniss der Gattung *Evagetes* Lepeletier, 1845 (Hym. Pompilidae). *Beitr. Ent.* 20 (1/2): pp. 51-82.

Adresse de l'auteur :

Laboratoire de Zoologie générale (Prof. Jean Leclercq),
Faculté des sciences agronomiques de l'Etat,
Gembloux (Belgique).

Un nuovo *Althepus* dell' India meridionale (*Arachnida*, *Araneae*, *Ochyroceratidae*)

di

Paolo Marcello BRIGNOLI

Con 5 figure ed una cartina nel testo.

Nel corso di una recente visita al Museo di Storia Naturale di Ginevra ebbi modo, grazie alla cortesia del Dr. Bernd Hauser, di esaminare rapidamente le collezioni araneologiche ivi conservate.

Nella collezione generale, tra il materiale dell'India della missione Carl e Escher, pubblicato molti anni fa da REIMOSER (1934), notai un *Althepus* determinato come *A. pictus* Thorell. Questa determinazione mi mise in sospetto e portai con me a Roma questo individuo per esaminarlo accuratamente. Come era da attendersi, anche visto che *A. pictus* Thorell era noto solo dei monti della Birmania, distanti varie migliaia di chilometri da Coonoor, nell'India meridionale, ove questo individuo era stato raccolto, non si trattava di *A. pictus*, ma di una nuova specie che qui descrivo.

ALTHEPUS INCOGNITUS n. sp.

Materiale esaminato: Madras, Monti Nilgiri, Coonoor, 1926-27, Carl e Escher leg., 1 ♀ (holotypus, coll. Muséum d'Histoire naturelle de Genève; E. Reimoser det. pubbl. *Althepus pictus* Thorell).

Descrizione — ♀: prosoma normale, marrone chiaro, marginato di bruno, una banda centrale scura a lati paralleli, interrotta brevemente dopo la fovea. Occhi normali, uguali; intervallo MA-LA pari alla metà del diametro dei MA. Sterno bruno, con una zona centrale chiara a triangolo isoscele (base sul labium).

Labium non inciso; rostro (v. fig. 4.) Cheliceri, (v. fig. 2), poco rugosi con organo stridulatorio pochissimo sviluppato. Palpo, (v. fig. 3). Zampe brunicce, anelli chiari su femori e tibie, metatarsi e tarsi più chiari.

Opistosoma con due serie centrali di 4 coppie di macchie bruno-violacee, di dimensioni decrescenti verso l'indietro e sempre più ravvicinate, caudalmente seguono 4 bande trasverse parallele; lati prevalentemente scuri, con un disegno approssimativamente uguale ad una « E » coricata; ventralmente zona centrale scura, lati chiari. Filiere e colulo normali. Vulva (v. fig. 5) (molto poco sclerificata, forse individuo appena mutato).

Nota: in questa specie l'apparato respiratorio è normale (con polmoni); attorno agli stigmi sono i normali organi liriformi. Assai singolare è che l'opistosoma, visto di fianco, presenta nella metà distale una sorta di pseudosegmentazione (fig. 1). ♂ ignoto.

Dimensioni (in mm, leggermente approssimate): prosoma lungo 1,25, largo 1,10; opistosoma lungo 1,80. Lunghezza totale: 3,05.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	5,30	0,40	5,60	8,00	2,70	22,00
II	3,75	0,40	3,70	4,60	1,75	14,20
III	3,75	0,35	2,50	3,05	1,30	10,95
IV			assenti da ambo i lati			

Derivatio nominis: l'aggettivo latino « *incognitus* » (non riconosciuto) allude all'erronea determinazione di REIMOSER.

Affinità: per le dimensioni questa specie è più vicina ad *A. pictus* Thorell e ad *A. stellatus* (Simon) di Giava che non alle due da me recentemente (1973) descritte del Nepal, *A. machadoi* e *A. mulcatus*. Rispetto a queste ultime la nuova specie si distingue agevolmente per colorazione, cheliceri e genitali della ♀ nonchè per le dimensioni. Per analoghi caratteri (cheliceri e colorazione) si distingue da *A. pictus* e *A. stellatus*. Per comodità dei lettori propongo la seguente

CHIAVE DELLE SPECIE DEL GENERE ALTHEPUS

1. ♂♂ (ignoti quelli di *A. stellatus*, *A. mulcatus*, *A. incognitus*) 2
- ♀♀ 3
2. Tibia del palpo con un'apofisi *A. machadoi* Brignoli
- Tibia del palpo senza apofisi. *A. pictus* Thorell

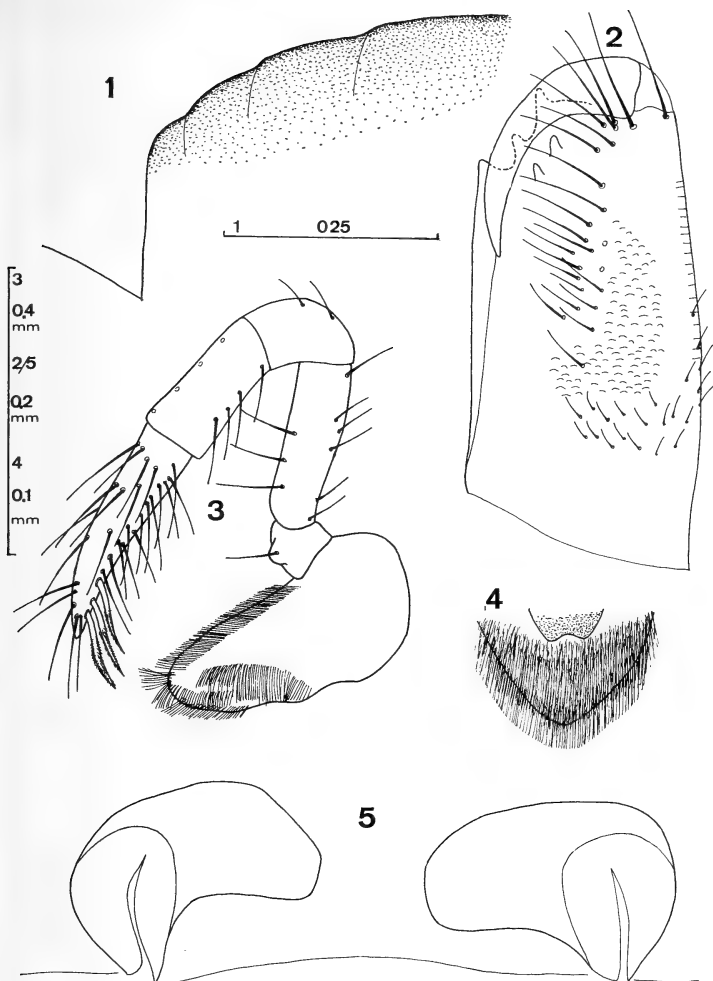


FIG. 1—5.

Althepus incognitus n. sp. (♀)

fig. 2: chelicero;

fig. 1: parte terminale del dorso dell'opistosoma, di profilo;

fig. 3: palpo;

fig. 4: rostro;

fig. 5: vulva.

- 3. Margine inferiore dei cheliceri privo di denti. 4
- Margine inferiore dei cheliceri con denti 5
- 4. Margine superiore dei cheliceri con 1 dente (più 2 formati dalla lamella mediale). *A. stellatus* (Simon)
- Margine superiore dei cheliceri con 3 denti (più 2 formati dalla lamella mediale) *A. mulcatus* Brignoli
- 5. Margine superiore dei cheliceri con 2 denti (più 1 formato dalla lamella mediale) *A. incognitus* Brignoli
- Margine superiore dei cheliceri con 1-2 denti (più 2 formati dalla lamella mediale) 6
- 6. Margine superiore con 3 denti nel complesso *A. machadoi* Brignoli
- Margine superiore con 4 denti nel complesso *A. pictus* Thorell

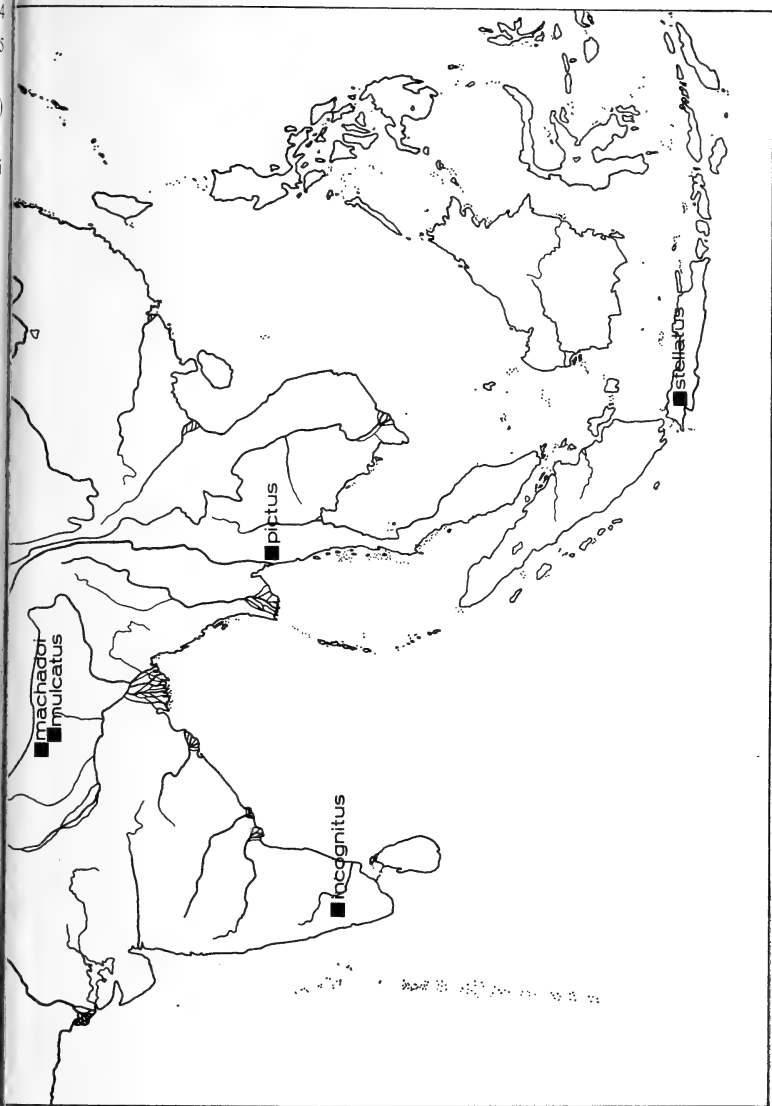
Naturalmente si tratta di una chiave assai elementare, nella quale non è stato possibile, per l'assenza di dati sufficienti, tenere conto di altri, più importanti caratteri, come la struttura dei genitali della ♀ o la presenza e l'assenza dei polmoni.

CONSIDERAZIONI GENERALI

In altra sede (1973) ho già illustrato nei particolari come il genere *Altheopus* Thorell 1898 presenti, per morfologia generale, tutti i tipici caratteri degli Ochyroceratidae, così egregiamente esposti da FAGE (1912) e DE BARROS MACHADO (1951). Il secondo di questi AA. sostenne anzi la probabile presenza di polmoni negli *Altheopus*, date le loro notevoli dimensioni. In effetti, *A. incognitus* n. sp. di dimensioni corrispondenti a quelle delle specie di SIMON e THORELL è provvisto di polmoni, mentre ne sono privi *A. mulcatus* e *A. machadoi*, assai più piccoli, da me descritti del Nepal.

Si tratta di un altro esempio di genere piuttosto omogeneo al quale sono ascritte specie « normali » ed apneumoni (cfr. anche LEVI, 1967) e, di conseguenza, un'altra prova della insostenibilità del gruppo delle Apneumomorphae del PETRUNKEVITCH.

Scarsissimamente conosciuta è finora l'ecologia degli *Altheopus*: l'amico MARTENS raccolse nel Nepal le due specie da me descritte a quote abbastanza elevate (2600-3200 m); è noto però che nel massiccio himalayano a queste quote vive una fauna abbondantissima, di tipo ancora nettamente tropicale. Solo a quote assai più elevate incominciano ad apparire specie « di montagna ». MARTENS le raccolse nel detrito, nello stesso modo in cui DE BARROS MACHADO trovò molte delle sue specie nell'Angola. Delle altre specie si sa poco o nulla: *A. pictus* fu



Distribuzione delle specie attualmente note del genere *Althepus* Thorell.

raccolto dal FEA in Birmania a 600-800 m, un individuo fu trovato nelle Farm Caves. Nulla è noto su *A. stellatus* ed *A. incognitus*.

Per analogia con gli altri Ochyroceratidae si può supporre che almeno i più piccoli *Althepus* facciano parte della ricca fauna del detrito della foresta tropicale, fauna che è in continuo contatto e scambio con quella delle grotte delle stesse zone.

E' assai probabile che future ricerche portino a nuovi, forse abbondanti ritrovamenti di *Althepus* nel SE asiatico; questa è solo parzialmente un'ipotesi giacchè ho osservato molti individui forse appartenenti a questo genere tra materiali da poco affidatimi delle Filippine (crociera della Noona Dan) e di Ceylon (missione dell'Università di Lund).

SUMMARY

Althepus incognitus n. sp. (typical locality: Coonoor, Nilgiri Mts., India; ♂ unknown) is described; the single known specimen had been erroneously determined as *A. pictus* Thorell by REIMOSER (1934). The new species is by dimensions near to *A. pictus* and *A. stellatus* (Simon); it can be distinguished by all known species by colouration, chelicerae and genitalia. A key is given for the known *Althepus*-species. The new species has lungs, whereas the smaller species of Nepal are lungless.

RÉSUMÉ

Althepus incognitus n. sp. est décrit (♀; ♂ inconnu; loc. typ.: Coonor, Mts. Nilgiri, Inde). Le seul individu connu avait été déterminé comme *A. pictus* Thorell par REIMOSER (1934). La nouvelle espèce est semblable par dimensions à *A. pictus* et à *A. stellatus* (Simon); elle diffère des autres espèces connues par la coloration, les chélicères et les pièces copulatrices. Une clef pour les *Althepus* connus est proposée. La nouvelle espèce a des poumons, tandis que les plus petites espèces du Nepal sont apneumones.

ZUSAMMENFASSUNG

Althepus incognitus n.sp. wird beschrieben (♀; ♂ unbekannt; Loc. typ.: Coonor, Nilgiri Geb., Indien). Das einzige bekannte Individuum war von REIMOSER (1934) als *A. pictus* Thorell bestimmt worden. Die neue Art ist etwa so gross wie *A. pictus* und *A. stellatus* (Simon); sie kann durch Färbung, Chelizeren und Genitalia von den anderen bekannten Arten unterschieden werden. Ein Schlüssel zu den *Althepus*-Arten wird vorgeschlagen. Die neue Art hat Lungen, die viel kleineren aus Nepal sind hingegen lungenlos.

BIBLIOGRAFIA

- BARROS MACHADO, A. de. 1951. Ochyroceratidae de l'Angola. *Publções cult. Co. Diam. Angola* 8: 9-88.
- BRIGNOLI, P. M. 1973. Spinnen aus Nepal. II. Zur Morphologie der Gattung *Althepus* nebst Beschreibung zwei neuer Arten. *Senckenberg. biol.* (in stampa).
- FAGE, L. 1912. Etudes sur les araignées cavernicoles. I. Revision des Ochyroceratidae (n. fam.). *Archs. Zool. exp. gén.* (5) 10 (*Biospeologica* 25): 97-162.
- LEVI, H. W. 1967. Adaptations of respiratory systems of spiders. *Evolution* 21 (3): 571-583.
- REIMOSER, E. 1934. Araneae aus Süd-Indien. *Revue suisse Zool.* 41: 465-511.
- SIMON, E. 1905. Arachnides de Java, recueillis par le Prof. K. Kraepelin en 1904. *Mitt. naturh. Mus. Hamb.* 22: 51-73.
- THORELL, T. 1898. Secondo saggio sui ragni birmani. II. Retitelariae et Orbitelariae. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Genova* 39: 271-378,

Adresse de l'auteur :

Istituto di Zoologia dell'Università
Viale dell'Università 32
I-00100 Roma
Italia

Contribution à l'étude des *Panaspis* (*Reptilia*, *Scincidae*) d'Afrique occidentale avec la description de deux espèces nouvelles

par

Jean-Luc PERRET

Avec 7 figures et 6 planches

Les *Lygosominae* d'Afrique occidentale ont été pendant longtemps placés dans l'immense genre *Lygosoma* aujourd'hui restreint à des espèces sud-asiatiques et australiennes. Il y a eu diverses tentatives de groupements dans l'un ou l'autre des sous-genres de BOULENGER (1887) ce qui a entraîné une certaine confusion et rendu difficile les attributions génériques. SMITH (1937), dans sa revision du genre *Lygosoma*, groupe déjà dans le sous-genre *Panaspis* les espèces ouest-africaines: *breviceps*, *togoense*, *kitsoni*, *cabindae*, *reichenowi* et *africana*, avec raison mais il les maintient dans le genre *Riopa* reconnu aujourd'hui distinct. PARKER (1936) abonde dans les vues de SMITH et souligne que ce dernier a le mérite d'avoir fait remarquer que le genre *Ablepharus* est polyphylétique et que *A. cabindae* s'apparente à *Panaspis*. Il ajoute *dahomeyense* à la liste des *Panaspis*, émet l'opinion que le genre *Riopa* est bien différent de *Panaspis* mais il maintient ce dernier comme sous-genre de *Lygosoma*. A ce stade, les choses sont très près de ce qui est admis aujourd'hui comme on le verra plus loin mais, malheureusement, une nouvelle revision du genre *Lygosoma* de MITTLEMAN (1952) vient tout bouleverser. Dans ce travail, 33 genres sont reconnus, réhabilités ou décrits avec des caractères uniquement externes et souvent variables. La distribution géographique est étonnante. Le genre *Panaspis* est reconnu mais une partie de ses espèces sont placées dans

le genre *Leiolopisma* et 7 espèces ouest-africaines sont tout simplement omises. Ce sont: *P. batesi*, *buchneri*, *duruarum*, *gemmiventrìs*, *lepesmei*, *pauliani* et *rohdei*.

Dans ses travaux récents, FUHN (1969, 1970, 1972) a montré que le genre *Panaspis* est caractérisé dans son ostéologie crânienne par les branches palatines des ptérygoïdes à procès recourbé en bec et séparées par un procès basal des palatins, long et pointu. Cet auteur y place 7 espèces d'anciens *Ablepharus* dont deux de l'Ouest-africain: *cabindae* et *duruarum*, puis il reconnaît en plus 10 espèces valides parmi 18 formes décrites dans différents genres de *Lygosoma* (sensu lato) en Afrique équatoriale occidentale. Ce sont: *P. breviceps*, *kitsoni*, *nimbaensis*, *lepesmei*, *rohdei*, *reichenowi*, *gemmiventrìs*, *africana*, *vigintiserierum* et *pauliani*.

De mon côté, étudiant les Lygosominés de mes collections africaines depuis une dizaine d'années, j'ai eu l'occasion d'examiner la plupart des types disponibles et j'ai comparé attentivement les descriptions. Mise à part la difficulté que j'éprouvais à attribuer un genre défendable pour les raisons que j'ai exposées ci-dessus, je suis arrivé aux mêmes conclusions, à quelques détails près, que mon collègue roumain. J'ai été heureux de prendre connaissance des résultats de ce dernier concernant le phylum forestier des *Panaspis* africaines^{1 2} qui venait régler le problème de l'attribution générique, en outre, une correspondance fructueuse s'est établie entre nous, permettant de discuter des points critiques et de nous mettre d'accord sur les questions de nomenclature et de synonymie.

Comme mon matériel comprend deux espèces nouvelles et que j'ai fait une analyse critique des caractères morphologiques dont quelques-uns n'ont jamais été utilisés, j'ai trouvé nécessaire de publier mes résultats parallèlement.

Je ne considérerai ici que les *Panaspis* à caractère non « ablépharin » d'Afrique occidentale. Si je ne fais erreur, on trouve dans la littérature 18 descriptions d'espèces pouvant s'y rapporter. On en trouvera plus loin la liste complète dans un tableau résumé.

ANALYSE DES PRINCIPAUX CARACTÈRES

Rangs d'écailles autour du milieu du corps.

Ce caractère est important et va de 20 (*vigintiserierum*) à 38 rangs (*breviceps*) et varie de 2 à 6 unités au sein d'une même espèce. Il y a recouvrement chez plusieurs espèces qui ont de 22 à 26 rangs d'écailles autour du corps. Le nombre élevé de rangs est un caractère évolutif qui est en corrélation avec la présence de 7 supralabiales, de supranasales et l'habitus mabuiforme.

¹ Il faut noter cependant que plus de la moitié des espèces n'ont pas été étudiées ostéologiquement.

² *Panaspis*, du grec, signifiant bouclier, est féminin.

Présence ou absence de supranasales.

La présence de supranasales est certainement un caractère génétique qui est lié à celui du nombre élevé d'écailles chez les espèces à habitus mabuiforme. Il est sujet à des variations et des anomalies qui ont conduit certains auteurs à décrire de nouvelles espèces vouées à tomber en synonymie.

Disque de la paupière inférieure.

La distinction entre un disque transparent ou opaque me semble inexistante et seules, les descriptions anciennes faites à partir de matériel fixé mentionnent un disque opaque (*gemmiventris*, *vigintiserierum*). En fait, il est toujours translucide. L'absence de disque est en revanche importante et s'observe seulement chez *pauliani* (= *erythropleuron*) dans les espèces que nous étudions ici.

Nombre de supraoculaires.

A mon avis, le nombre de supraoculaires est invariablement de 4 et ne représente pas un caractère distinctif. Une postoculaire agrandie, en arrière de ces écailles s'observe parfois et a été interprétée comme une cinquième supraoculaire bien qu'elle ne représente qu'une variation intraspécifique.

Nombre de supraciliaires.

Ce caractère ne varie que de 6 à 8 écailles chez les 18 espèces décrites et il a certainement été exagérément utilisé pour définir des espèces nouvelles. En outre, les supraciliaires sont difficiles à compter avec exactitude et varient en nombre d'un côté à l'autre.

Nombre de supralabiales.

Il est important et spécifique mais il ne varie que d'une ou deux unités permettant de distinguer deux groupes, le premier où l'on compte 7 labiales supérieures, la cinquième, généralement la plus large, étant située au-dessous de l'œil et le second où le nombre total de supralabiales est de 6 rarement de 5 avec la quatrième placée au-dessous de l'œil. Il est intéressant de noter que ce caractère est lié à la présence de supranasales et un habitus mabuiforme dans le premier groupe tandis que dans le second groupe il est en corrélation avec l'absence de supranasales et un habitus différent, lacertiforme ou sepsinoïde.

Ecailles nuchales.

Le plus souvent on observe une paire de nuchales larges et un peu plus hautes que les écailles dorsales qui suivent. Toutefois, ces écailles présentent un degré de variation à caractère spécifique comme chez *breviceps* où elles sont

normalement étroites mais parfois divisées jusqu'à paraître indifférenciées (*batesi*) ou encore chez *lepesmei* qui ne possède pas moins de 3 paires de grandes nuchales consécutives.

Écailles préanales.

Ces écailles ont une tendance à être plus ou moins agrandies dans le sexe ♂ (dimorphisme sexuel) mais pas chez toutes les espèces et parfois chez les deux sexes comme chez *reichenowi* où l'on observe tout de même un dimorphisme sexuel, les préanales du ♂ étant notablement plus fortement agrandies.



FIG. 1.

(à gauche) *Panaspis breviceps*,
pholidose céphalique où l'on remarque les grandes préfrontales et les nuchales étroites;

(à droite) *Panaspis lepesmei*,
pholidose céphalique où l'on observe les petites préfrontales
et les trois paires de grandes nuchales consécutives.

Trou auditif.

La morphologie de l'oreille moyenne est, à mon avis, un bon caractère spécifique mais l'état de conservation d'un exemplaire peut le modifier passablement et induire en erreur. Une bonne série de spécimens ou du matériel frais doit permettre une identification spécifique. Le trou auditif est arrondi, horizontalement elliptique ou verticalement voire légèrement obliquement elliptique. Il est grand ou petit. Sa plus grande dimension mesurée en millièmes de millimètres est très utile. Enfin la présence ou l'absence de lobules auriculaires et leur nombre qui varie de 0 à 5, sont également spécifiques et confèrent à l'oreille un intérêt morphologique de plus.

Taille du corps et longueur de la queue et des membres.

La taille varie de 40 mm (*africana*, *vigintiserierum*) à 80 mm (*gemmaiventris*) et la queue est toujours plus longue que le corps mais sa longueur relative est distinctive. Les membres présentent une gamme de développement très caractéristique. On peut utiliser le critère de la distance entre les membres lorsqu'ils sont rabattus quand ils ne chevauchent pas.

Nombre de lamelles sous les doigts et les orteils.

Ces lamelles représentent un très bon caractère spécifique qui permet de distinguer presque toutes les espèces connues. Il est regrettable que la plupart des descriptions ne citent que celles des orteils. Le 4^e doigt et le 4^e orteil peuvent être sélectionnés pour ce comptage spécifique.

Verrues palmaires et plantaires.

Ces verrues sont très caractéristiques par leur nombre et leur taille. Il n'est point aisé de les compter toutes mais on peut utilement définir le nombre de ces petits tubercules contenus dans un rang transversal au milieu de la main ou du pied.

Écailles dorsales.

Elles sont lisses chez toutes les espèces connues (caractère générique) mais elles sont parfois très inégales en taille chez certaines espèces (comme *reichenowi*) où les rangs longitudinaux médiodorsaux sont notablement élargis.

Écailles latérodorsales proximales.

De chaque côté de la racine de la queue, juste derrière les membres postérieurs, les écailles des mâles de certaines espèces sont carénées. Ce caractère sexuel secondaire n'a pas encore été signalé, me semble-t-il, de plus, il est intéressant de constater qu'en corrélation avec d'autres caractères, il ne s'observe que chez des espèces à habitus sepsinoïde comme *gemmaiventris*, *vigintiserierum*, *pauliani* et *amieti* n. sp.

Habitus.

L'habitus mabuiforme, déjà utilisé par certains auteurs pour distinguer *breviceps*, est caractérisé par un corps trapu, les membres bien développés chevauchant lorsqu'ils sont rabattus, la queue relativement courte (1,5 fois la longueur museau-anus en moyenne), non épaissie à la base et plus ou moins comprimée latéralement. Il s'observe chez *breviceps*, *kitsoni*, *nimbaensis* et *africana*. Cet habitus est en corrélation avec le nombre élevé de rangs d'écailles autour du corps,

la présence de supranasales, le faible nombre de lamelles digitales et pédieuses des doigts et orteils qui sont courts.

L'habitus lacertiforme est caractérisé par un corps allongé et une longue queue effilée qui peut dépasser le double de la longueur museau-anus, des membres bien développés, chevauchant largement lorsqu'ils sont rabattus, les doigts et

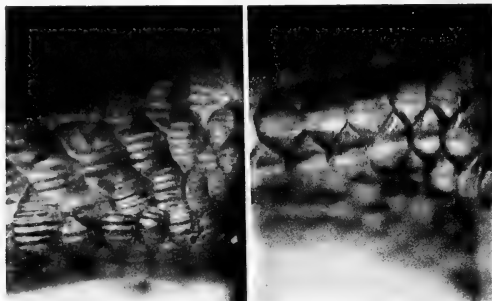


FIG. 2.

(à gauche) Écailles latérocaudales carénées chez le mâle de *Panaspis gemmiventris*, caractère sexuel secondaire;

(à droite) écailles latérocaudales lisses chez la femelle de la même espèce.

orteils très longs et fins avec un grand nombre de lamelles digitales et pédieuses. C'est l'habitus de *reichenowi* et *rohdei*.

Comme six espèces parmi les *Panaspis* étudiées ici représentent sans doute une autre tendance évolutive, je les distingue par leur habitus sepsinoïde. Cet habitus est caractérisé par une élongation du corps, des membres courts et robustes qui ne chevauchent pas quand ils sont rabattus, la queue musclée, épaissie à la base (sa longueur n'étant pas significative, elle est modérée ou longue suivant les espèces). Cet habitus est en corrélation avec le caractère sexuel ♂ des écailles latérocaudales proximales carénées. Les doigts et les orteils sont courts ou modérément allongés avec un nombre de lamelles intermédiaire entre celui des espèces mabuiformes et lacertiformes. Les espèces sepsinoïdes sont: *vigintiserierum*, *pauliani*, *amieti* n. sp. *gemmiventris*, *lepesmei* et *fuhrni* n. sp.

Coloration et dichromatisme sexuel.

La coloration est un excellent caractère spécifique surtout quand on connaît les espèces en vie. Le dichromatisme sexuel est parfois bien accusé comme chez *breviceps* et *nimbaensis*.

ANALYSE DES ESPÈCES, DISCUSSION, SYNONYMIES

Comme je l'ai dit dans l'introduction, on ne trouve pas moins de 18 descriptions dans la littérature, entre 1873 et 1968, se rapportant à des espèces de *Panaspis* à caractère non « ablépharin » en Afrique occidentale. Je les ai comparées et analysées et je donne à la suite un tableau comparatif des caractères utilisés par les auteurs, complété de mes résultats personnels.

Bien que 8 espèces tombent manifestement en synonymie et que par conséquent, il n'en reste que 10 de valides, je suis amené à en décrire deux nouvelles qui semblent bien représenter des taxa distincts. Je suis heureux de les dédier à mes collègues: J. L. Amiet de l'Université de Yaoundé, qui a découvert l'une d'entre elles et I. E. Fuhn de l'Institut de Biologie de Bucarest, en hommage à ses travaux sur les Scincidae.

***Panaspis breviceps* (Peters)**

Euprepes (Mabuia) breviceps Peters, Mber. K. preuss. Akad. Wiss., p. 604, 1873. Gabon.
Type: ZMB, Berlin.

Lygosoma breviceps Boulenger, Cat. Liz. Brit. Mus.3, p. 300, 1887.

Mabuia batesi Boulenger, Proc. zool. Soc. Lond., p. 449, pl. 21, fig. 2, 1900. Gabon, Benito River (actuellement: Guinée équatoriale). Type: BMNH, London.

Lygosoma (Liolepisma) buchneri Werner, Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. 65, p. 62, 1909. Cameroun. Type: MNS, Stuttgart.

Lygosoma (Liolepisma) auricillatum Chabanaud, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 23, p. 98, 1917. Gabon, Lambaréné. Type: MHNP, Paris.

Matériel: 80 exemplaires, Musée de Genève (MHNG).

♀ MHNG 917.48 de Foulassi, Sangmelima, Cameroun, 1954; 5 ♂♂ MHNG 963.43-47, 15 ♂♂ MHNG 963.48-62 de Foulassi, Sangmelima, Cameroun, 1957; 15 ♂♂ MHNG 1014.13-27, 14 ♀♀ MHNG 1014.28-41; 14 juv. MHNG 1014.42-55 de Foulassi, Sangmelima, Cameroun, 1960-1961; 3 ♂♂ MHNG 1226.48-50 d'Eloumden, Yaoundé, Cameroun, 1967-1968; 2 ♂♂ MHNG 1226.44-45 d'Ekekam, Yaoundé, Cameroun, 1967-1968; 2 ♂♂ MHNG 1226.46-47 de Nkolefep, Yaoundé, Cameroun, 1967-1968; 5 ♀♀ MHNG 1227.3-7 de Kala, Yaoundé, Cameroun, 1967-1968; 4 ♀♀ MHNG 1227.8-11 d'Ekekam et Nkolefep, Yaoundé, Cameroun, 1967-1968; 3 ♂♂ MHNG 1206.57-58 et 2 ♀♀ MHNG 1206.59-61 de Mabuba, Bas Congo, Mayombe, 1958.

Diagnose.

Panaspis robuste, mabuiforme, de 50-68 mm museau-anus, avec supranasales, la 5^e supralabiale au-dessous de l'œil, 32-38 rangs d'écailles autour du milieu du corps; queue 1,5 fois plus longue que le corps, comprimée latéralement (adapta-

tion aquatique); membres chevauchant largement lorsqu'ils sont rabattus; doigts et orteils courts et robustes; nuchales généralement étroites, parfois divisées en écailles indifférenciées (*batesi*). Dichromatisme sexuel accusé: ♂ avec la gorge foncée gris bleu et les côtés de la tête et du corps tachetés de clair, ♀ avec la gorge plus claire et une large bande brun foncé, bordée inférieurement d'une belle raie claire brillante, de chaque côté du corps.

Distribution, écologie, éthologie.

P. breviceps est une espèce très commune et caractéristique de la forêt équatoriale basse et de moyenne altitude des pays et des îles du Golfe de Guinée. Je l'ai, pour ma part, bien observée au Cameroun. Signalée au Nord de l'Angola (PARKER, 1936), au Zaïre, Ituri (SCHMIDT, 1919), à Fernando Po (MERTENS, 1965), sa limite occidentale n'est pas clairement définie mais elle doit probablement se situer au Cameroun occidental comme c'est le cas pour bien d'autres espèces congolaises.

C'est une espèce de marais ombrophile ou de voisinage des cours d'eau. La femelle pond le plus souvent deux œufs allongés (parfois trois) de 11 mm de longueur.

Remarque systématique.

La description originale de PETERS (1873) indique 56 à 57 rangs d'écailles autour du milieu du corps, nombre reporté par BOULENGER dans son Catalogue of the Lizards in the British Museum (1887). Ce dernier auteur fait remarquer plus tard (1906) qu'il s'agit d'une erreur qu'il faut corriger par 36 à 37 rangs. MÜLLER (1910) le confirme après avoir examiné le type du Musée de Berlin.

La variation des supranasales qui peuvent manquer ou être fusionnées chez certains exemplaires a conduit aux descriptions de *P. buchneri* et *P. auricillata* qui sont pleinement synonymes de *breviceps*. Un autre caractère variable de la pholidose céphalique qui n'a pas été discuté jusqu'ici est celui des nuchales qui sont normalement étroites, de la largeur de 2 écailles dorsales mais qui peuvent être divisées donnant l'impression qu'elles n'existent pas, se confondant avec les écailles dorsales. C'est ainsi que BOULENGER (1900) dans la description de *P. batesi* indique: « nuchales absentes ». La synonymie de *batesi* avec *breviceps* a déjà été signalée par MÜLLER (1910).

Je pense que *P. breviceps* est monotypique dans l'aire de répartition que j'ai indiquée. LOVERIDGE (1952), émet l'opinion que la forme proche que l'on trouve dans le bloc forestier, à l'Est du Niger jusqu'en Guinée (GRANDISON, 1956) représente une sous-espèce qu'il nomme *breviceps togoense*. Les auteurs l'ont suivi jusqu'à ce jour sauf FUHN (1972) qui, dans sa revision du genre *Panaspis*, propose de placer dans la catégorie *incertae sedis* l'espèce de WERNER: *togoense* dont le type est perdu et qui a été décrit avec une paupière écailleuse. Le nom prioritaire disponible est alors *kitsoni* Boulenger (1913) qui selon FUHN, et je suis pleinement

d'accord avec lui, représente une espèce distincte. *Panaspis kitsoni* diffère de *breviceps* par de multiples caractères: la taille nettement plus faible, le nombre de rangs d'écailles autour du corps moins élevé, les nuchales plus larges, la coloration dorsale d'un brun beaucoup plus clair, le faible dichromatisme sexuel qui chez *breviceps* est très marqué.

***Panaspis kitsoni* (Boulenger)**

Lygosoma kitsoni Boulenger, Ann. Mag. nat. Hist. 12 (8), p. 565, 1913. Nigeria et Ghana, Bibianaha. Types: BMNH, London.

Lygosoma spurelli Boulenger, Ann. Mag. nat. Hist. 19 (8), p. 407, 1917. Ghana, Obuasi. Type: BMNH, London.

Lygosoma (Riopa) dahomeyense Chabanaud, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 23, p. 101, 1917. Dahomey, Agouagou. Types: MHNP, Paris.

Lygosoma (Panaspis) breviceps togoense (non Werner) Loveridge, Bull. Inst. fond. Afr. noire, 14, p. 237. Dahomey et Togo.

Matériel: 18 exemplaires, Musée de Genève (MHNG).

8 ♂♂ MHNG 1231.60-67 et 10 ♀♀ MHNG 1231.68-77 d'Adiopodoumé, Côte d'Ivoire, 1953.

Diagnose.

Espèce de taille modérée, 45-54 mm museau-anus, queue 1,5 fois plus longue que le corps; 28-32 rangs d'écailles autour du milieu du corps; habitus mabui-forme; supranasales présentes et généralement une paire de nuchales larges; la cinquième supralabiale est située au-dessous de l'œil. Les membres chevauchent quand ils sont rabattus, les doigts et orteils sont courts. Coloration dorsale brune, dessous clair, dichromatisme sexuel discrètement marqué par de fines taches noires dorsales et les flancs clairs chez le ♂ alors que la ♀, sans taches noires dorsales, a de chaque côté du corps une large bande brune finement liserée de blanc supérieurement. Proche de *breviceps* dont elle se distingue cependant aisément par la livrée et sa coloration brun roux, par sa plus petite taille et les membres plus courts, chevauchant légèrement quand ils sont rabattus.

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce est connue de la Guinée au Nigéria et jusqu'au Cameroun occidental où sa rencontre avec son vicariant *breviceps* n'est pas encore définie. Ses mœurs et son écologie sont semblables à celles de *breviceps*.

Remarque systématique.

Des variations ou des anomalies comme la fusion des supranasales avec les nasales ou la présence d'une supralabiale supplémentaire s'observent chez quel-

ques individus, souvent d'un seul côté. Elles expliquent les descriptions de certaines espèces synonymes. De plus *kitsoni* a été décrit avec une paupière inférieure écailleuse mais en réalité sa paupière possède bien un disque transparent (LOVERIDGE, 1952). Je ne reviens par sur les raisons qui me font placer *togoense* dans le groupe *incertae sedis*.

***Panaspis nimbaensis* (Angel)**

Lygosoma nimbenense Angel, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 16, p. 293, 1944, Côte d'Ivoire, Nion, Nimba, Yalenzou. Types: MHNP, Paris.

Lygosoma (Panaspis) togoense (non Werner) Loveridge, Bull. Inst. fond. Afr. noire, 14, p. 257, 1952. Dahomey et Togo.

Maériel: 8 exemplaires, Musée de Genève (MHNG).

4 ♂♂ MHNG 1240.42, 1245.81-83 et 4 ♀♀ MHNG 1240.43, 1245.84-86 de Lamto, Côte d'Ivoire, 1967.

Diagnose.

Panaspis de taille modeste, 44-47 mm museau-anus, queue 1,5 fois plus longue que le corps, habitus mabuiforme; pas de supranasales; la cinquième supralabiale située au-dessous de l'œil; une paire de nuchales très larges. Les membres rabattus chevauchent légèrement; les doigts et les orteils sont courts. Coloration de fond brun marron, dos orné de lignes longitudinales brun foncé. Dichromatisme sexuel marqué chez le ♂ par la gorge foncée, la poitrine plus ou moins tachetée et les côtés de la tête et du corps brun foncé richement tacheté de blanc; la ♀ est claire inférieurement, terne sur les côtés et possède deux raies beiges latérodorsales.

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce est connue de Guinée et de Côte d'Ivoire. Comme elle vit au sol à côté de *Mabuya buettneri* dont l'aire de répartition s'étend jusqu'au Zaïre (*Mabuya sudanensis* Schmidt est synonyme de *M. buettneri*), il est fort probable qu'on la retrouvera beaucoup plus à l'Est. Les travaux de R. BARBAULT (1967) fournissent les résultats les plus poussés dans la biologie d'une espèce du genre *Panaspis*. La femelle pond de deux à trois œufs comme la majorité des espèces du genre.

Remarque systématique.

Il n'est guère besoin de discuter cette espèce si caractéristique et actuellement si bien connue.

***Panaspis africana* (Gray)**

Mocoa africana Gray, Cat. Liz. Brit. Mus. p. 83, 1845. West Africa. Type: BMNH, London.

Lygosoma africanum, Boulenger, Cat. Liz. Brit. Mus. 3, p. 265, 1887. Iles Principe et Rolas, Golfe de Guinée.

Matériel: 7 exemplaires, Musées de Londres (BMNH) et Lisbonne (CZL).

2 juv. BMNH 1906.3.30.54-55 de l'Ile Principe; 3 ♀♀ CZL 45.1954, 46.1954, 48.1954 et 2 ♂♂ CZL 2.1954 et 47.1954 de São Thomé, 1954.

Diagnose.

Espèce de taille modeste, 35-47 mm du museau à l'anus, à queue modérément longue, fine et un peu comprimée latéralement à l'extrémité, à membres bien développés, séparés lorsqu'ils sont rabattus (♀♀) ou chevauchant légèrement (♂♂); habitus mabuiforme; 24-26 rangs d'écailles autour du milieu du corps; la 5^e supralabiale au-dessous de l'œil; pas de supranasales; 2 nuchales assez larges et passablement plus hautes que les écailles dorsales élargies qui suivent; doigts et orteils courts. Dos et côté du corps brun roux avec de fines taches brun foncé alignées, formant des raies longitudinales parallèles, la limite dorsolatérale marquée par une ou deux de ces raies plus épaisses bordant une raie claire jalonnée de petites taches blanches espacées.

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce insulaire est connue des îles du Golfe de Guinée: São Thomé, Principe, Rolas et Annobon. Elle n'est pas signalée à Fernando Po. Elle vit en forêt dense de basse et moyenne altitude.

Remarque systématique et discussion.

Bien que découverte il y a plus d'un siècle, cette espèce est restée mal connue et bien rare dans les collections ce qui n'est pas étonnant vu sa localisation. FUHN (1972) décrit une sous-espèce¹ de l'île Annobon qu'il découvre dans le matériel du Musée de Paris. Le matériel le plus récemment récolté par le professeur Frade en 1954 est cité et analysé par MANAÇAS (1958). J'ai obtenu ces exemplaires en prêt et je pense utile d'apporter quelques précisions et de donner un complément de description.

Panaspis africana est une espèce à habitus mabuiforme (queue mince, doigts et orteils courts) qui ressemble à *kitsoni* par la coloration. Elle s'écarte des autres

¹ *P. africana annobonensis* Fuhn qui me semble assez différenciée pour être élevée au rang d'espèce.

Mensurations en mm et données diagnostiques					
Immatriculation du Musée	CZL 46.1954	CZL 45.1954	CZL 48.1954	CZL 2.1954	CZL 47.1954
Sexe	♀	♀	♀	♂	♂
Longueur museau-anus	47	45	45	38	35
Longueur de la queue	52	A	R	49	45
Longueur membre antérieur	9	8,5	8	8	7
Longueur membre postérieur	11	11	11	11	9
Distance entre les membres	25	24	24	18	17
Diamètre de l'œil	2,1	2,3	2,1	2,2	2
Longueur œil-museau	3,1	3	3,2	2,8	2,6
Nombre de rangs à mi-corps	26	26	24	26	26
Nombre de lamelles, 4 ^e doigt	11	10	9	8	9
Nombre de lamelles, 4 ^e orteil	13	11	12	12	12
Diamètre du disque palpébral	1	0,8	1,1	1	1
Diamètre du trou auditif	0,5	0,7	0,5	0,5	0,4
Lobules auriculaires (très petits)	3-5	1	2-3	2	0
Nombre de supraciliaires	6-7	6-7	6-7	6-7	6-7
Nombre de supralabiales	7 (5)	7 (5)	7 (5)	7 (5)	7 (5)
Ecailles préanales agrandies	non	non	non	à peine	à peine
Ecailles latérocaudales	lisses	lisses	lisses	lisses	lisses

espèces du groupe mabuiforme par le nombre réduit d'écailles autour du corps et l'absence de supranasales. Trait particulier distinctif de la coloration, la tête est entièrement et finement mouchetée de brun foncé à l'exception des supraoculaires centrales qui sont envahies de sombre. Les deux lignes foncées parallèles médiodorsales sont souvent plus visibles que les autres. Les lèvres, la gorge et le dessous de la queue sont tachetés de brun foncé chez un exemplaire ♀. Les autres, ♂♂ et ♀♀, sont clairs inférieurement. Sur le matériel examiné, je ne peux pas distinguer un dimorphisme, ni un dichromatisme sexuel marqué. Toutefois la queue de la femelle qui est toujours plus mince à la base, me semble relativement plus longue que celle du mâle.

Panaspis rohdei (Müller)

Lygosoma rohdei Müller, Abh. bayer. Akad. Wiss. 24, p. 585, fig. 3, 1910. Cameroun, Dibongo, Edéa. Types perdus: ZSM, Munich.

Lygosoma (Liolepisma) digitatum Chabanaud, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 23, p. 97, 1917. Gabon, Lambaréné. Type: MHNP, Paris.

Matériel: 39 exemplaires, Musée de Genève (MHNG).

♂ néotype MHNG 963.40 de Ngam, Sangmelima, Cameroun, 5.1957; 7 ♂♂ MHNG 1013.47-53, 17 ♀♀ MHNG 1013.54-70 et 1 juv. MHNG 1013.71 de Foullassi, Cameroun, 1960-1961; 7 ♂♂ MHNG 1227.12-18 et 6 ♀♀ MHNG 1227.19-24 de Kala, Yaoundé, Cameroun, 1967-1969.

Diagnose.

Panaspis d'assez grande taille, 50-62 mm museau-anus, de forme élancée, avec une longue queue effilée pouvant dépasser le double de la longueur du corps, des membres qui chevauchent largement quand ils sont rabattus; habitus lacerti-



FIG. 3.

Tête de *Panaspis africana* où l'on observe les sept supralabiales, le trou auditif rond, la face supérieure mouchetée et la face inférieure ornée de taches labiales et gulaires.

forme; 24-26 rangs d'écailles autour du milieu du corps; la quatrième labiale supérieure au-dessous de l'œil; pas de supranasales; une paire de nuchales larges et plus hautes que les écailles dorsales élargies qui suivent. Doigts et orteils longs et fins. Préanales agrandies seulement chez le ♂. Coloration dorsale d'un brun moyen parsemée de petites taches claires espacées dont quelques-unes sont alignées

de chaque côté du dos; les flancs plus foncés sont ornés d'une large bande brune; le dessous du corps, clair en avant et irrégulièrement tacheté de brun sur le ventre et sous la queue. Dichromatisme sexuel inapparent.

Ressemble à *reichenowi* dont elle se distingue toutefois aisément par la taille plus grande, le museau court et arrondi et l'absence d'une tache ronde foncée sur chaque pariétale.

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce est très commune au Cameroun en forêt de basse et moyenne altitude, forme planitiaire sympatrique de *breviceps* mais dont elle se distingue écologiquement. En effet *P. rohdei* s'observe partout en forêt et n'est pas inféodée à un habitat marécageux ou situé aux abords des cours d'eau. Elle est active au sol le jour et on la trouve endormie, la nuit, perchée à faible hauteur dans le sous-bois.

Elle existe au Gabon (*digitata*) comme en forêt congolaise (SCHMIDT, 1919, confondue avec *reichenowi*, ZMUM 35617).

Je trouve chez les femelles gravides, le plus souvent 2 œufs allongés de 11 mm de longueur.

Remarque systématique.

Cette espèce a été décrite en détail par L. MÜLLER en 1910 dans ses « Beiträge zur Herpetologie Kameruns » et je me suis toujours étonné de constater que cet auteur ne disait pas un mot de comparaison au sujet de l'espèce la plus proche, c'est-à-dire *reichenowi*, alors qu'il compare et discute plusieurs autres formes. Il faut avoir eu sous les yeux *Panaspis reichenowi* qui, avec son museau effilé, et ses deux taches occipitales, est si caractéristique pour comprendre l'apparente négligence de MÜLLER. Le fait est que ces deux espèces ont été souvent confondues par la suite et en plus très peu récoltées depuis leur description.

Les 3 syntypes de *rohdei*, conservés au Musée zoologique de la ville de Munich, ont malheureusement été détruits (Dr U. Gruber, in litt.) et il est opportun de désigner un néotype dans le cadre de ce travail qui réunit une bonne série de l'espèce.

Description du néotype.

Habitus lacertiforme; corps allongé (57 mm museau-anus); queue très longue et effilée (120 mm anus-bout de la queue); membres bien développés, chevauchant lorsqu'ils sont rabattus; distance museau-aisselle (19 mm) contenue environ 1,5 fois dans la distance entre les membres (29 mm). Museau court et arrondi; paupière inférieure avec un disque transparent; pas de supranasales; rostrale en large contact avec la frontonasale qui est un peu plus large que longue; préfrontales grandes, étroitement séparées par la frontale qui forme une petite suture avec la frontonasale; frontale aussi large antérieurement que la plus grande

supraoculaire, sa longueur égale à la somme des longueurs des frontopariétales et de l'interpariétale; pariétales en contact large postérieurement, bordées en arrière par quatre écailles: une paire de grandes temporales et une paire de nuchales larges et plus hautes que les écailles dorsales élargies qui suivent; 4 supraoculaires; 8 supraciliaires; 6 labiales supérieures, la quatrième la plus grande située au-dessous de l'œil; trou auditif assez grand, verticalement ovalaire, son plus grand diamètre (12 mm) plus grand que la hauteur de la quatrième labiale supérieure (sous-oculaire); lobules auriculaires absents. 24 rangs d'écailles autour du milieu du corps, les deux rangs médiodorsaux bien élargis en avant du corps, plus faiblement au milieu du corps et pas du tout au niveau des membres inférieurs où les écailles dorsales sont subégales. Préanales agrandies (caractère ♂). Sous le quatrième doigt on compte 19 lamelles et sous le quatrième orteil, il y en a 23.

Coloration de fond brune sur la tête, le corps et la queue, les côtés rendus plus foncés par une bande brun foncé s'étendant de l'oreille à la naissance de la queue, plus dense et plus nettement marquée à l'avant du corps. Les écailles dorsales ne sont pas d'une teinte homogène, elles sont premièrement plus foncées à l'apex ornant le dos de très petites taches foncées, ensuite quelques-unes sont en grande partie claires, en particulier celles des rangs dorsaux latéraux qui provoquent l'ébauche d'une raie paradorsale claire, à l'avant du dos, enfin ces écailles, parfaitement lisses, sont marquées de 3 à 5 lignes parallèles, longitudinales, foncées, donnant à s'y méprendre l'aspect de fines carènes. La surface inférieure est presque entièrement claire blanchâtre excepté quelques macules brunes sous la queue.

Remarques finales.

La description originale est très détaillée et ne laisse planer aucun doute sur l'identification de l'espèce que j'ai retrouvée et redécrite. Il faut cependant remarquer que deux des trois syntypes de MÜLLER possèdent des préfrontales qui se rejoignent sur la ligne médiane, séparant la frontonasale de la frontale. Ce cas apparaît dans mon matériel comme un point extrême qu'il ne faut donc pas considérer comme spécifique. Les écailles préanales ne sont nettement élargies que chez les mâles et il me semble que ce caractère est un dimorphisme sexuel. Ainsi, CHABANAUD (1917), dans la description de *P. digitata*, indique des préanales non élargies parce qu'il a un individu ♀. C'est d'ailleurs la seule différence que l'on note avec la description de *rohdei*. Il semble que CHABANAUD ait tout simplement ignoré cette dernière espèce qui est synonyme et prioritaire.

Comme j'ai à ma disposition une série de 39 exemplaires, je pense utile pour terminer de donner quelques données choisies, comptées et mesurées sur 6 mâles et 6 femelles adultes. Un net dimorphisme sexuel est révélé par les proportions relatives mais il n'est pas propre à l'espèce et se retrouve partout dans le genre et la famille des Scincidae en général.

Mensurations en mm	♂♂	♀♀
Longueur museau-anus	48 - 57	52- 62
Longueur de la queue	114 -120	90-112
Largeur de la tête	6,5- 8	7- 8,3
Nombre de rangs d'écailles au milieu du corps	24 - 26	26
Distance entre les membres	25 - 29	30- 35

Comme on le voit dans ce tableau, la queue des ♂♂ peut dépasser le double de la longueur du corps.

Panaspis reichenowi (Peters)

Lygosoma (Mocoo) reichenowii Peters, Mber. K. preuss. Akad. Wiss., p. 160, 1874.
Cameroun, Mt Cameroun. Type: ZMB, Berlin.

Matériel: 13 exemplaires, Musées de Genève (MHNG), Senckenberg, Francfort (SMF) et Munich (ZSM).

♀ MHNG 1013.72, Foullassi, Cameroun, 1960; ♀MHNG 1227.25, Kkolpép, Yaoundé, Cameroun, 1969; ♂ s.ad. SMF 28037, Dibongo, Edéa, Cameroun; 3 ♂♂ et 4 ♀♀ ZSM 411/1909, ♂ MHNG 1240.44 et 2 ♀♀ MHNG 1240.45-46, Dibongo, Edéa, Cameroun, 1909.

Diagnose.

Panaspis de taille modeste, 43-48 mm museau-anus, de forme élancée avec une longue queue effilée, habitus lacertiforme; 22 à 24 rangs d'écailles autour du milieu du corps, les deux rangs médiodorsaux étant nettement élargis; 4^e supralabiale au-dessous de l'œil; pas de supranasales; une paire de nuchales larges et plus hautes que les écailles dorsales élargies qui suivent. Les membres chevauchent quand ils sont rabattus; les doigts et les orteils sont assez longs et fins. Préanales agrandies dans les deux sexes mais plus fortement chez le ♂. Coloration dorsale d'un brun roux presque doré, plus ou moins finement tacheté de foncé et avec de petites taches blanches alignées de chaque côté du dos; une assez grande tache ronde foncée sur chaque pariétale et une raie médiodorsale gris brun terne, peu apparente et souvent effacée en avant mais toujours visible au niveau des membres postérieurs; une large bande brun foncé de chaque côté du corps s'étendant de l'œil à l'aîne. Dessous clair sous la tête, sur la poitrine et le milieu du ventre, tacheté de brun sous la queue, sur le bas-ventre et les côtés du ventre. Dichromatisme sexuel inapparent.

Proche de *rohdei* mais de plus petite taille, avec moins d'écailles autour du corps et surtout aisément reconnaissable par le museau long et pointu et les taches rondes foncées si caractéristiques sur les pariétales.

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce est certainement encore très mal connue et les musées n'en possèdent que peu d'exemplaires. La belle série du Musée de Munich que j'ai pu étudier provient d'Edéa, localité située à peine à 200 m au-dessus du niveau de la mer et SCHMIDT (1919) cite 3 exemplaires provenant de la forêt congolaise de

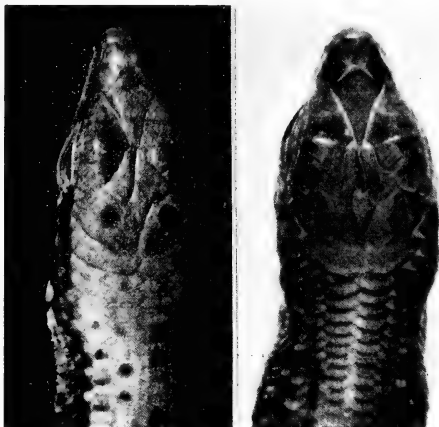


FIG. 4.

- (à gauche) *Panaspis reichenowi*,
tête étroite, museau allongé et deux taches sombres occipitales caractéristiques;
(à droite) *Panaspis rohdei*,
tête large, museau plus court, pas de taches occipitales;
les écailles dorsales lisses, rayées longitudinalement, simulent des carènes.

l'Ituri. BOULENGER (1906) la signale à Fernando Po. Je l'ai, quant à moi, trouvée à Sangmelima près de la frontière gabonaise. *P. reichenowi* est donc une espèce forestière de basse et moyenne altitude. La *terra typica*: « Mt Cameroun » ne doit pas nous induire en erreur. Le Mont Cameroun qui a plus de 4000 m d'altitude a ses flancs Sud descendant très près de la côte vers Victoria et dans les anciens travaux, la mention « Mt Cameroun » n'implique pas forcément, et peut-être même rarement, une précision d'altitude ou d'habitat orophile.

Les femelles gravides que j'ai disséquées portaient de deux à trois œufs dont les plus volumineux atteignaient 9 mm de longueur.

Remarque systématique.

Comme j'en ai déjà fait mention, cette espèce décrite il y a un siècle, n'a été que rarement citée dans la littérature. Pourtant, l'année de sa description,

REICHENOW (1874) qui l'a découverte, précise que ce lézard est commun au Cameroun et jusqu'au Gabon et qu'il vit au sol et ne grimpe pas aux arbres comme les Agames. TORNIER (1902) se méprend en croyant que *P. vigintiserierum* décrit par SJÖSTEDT en 1897, appartient à la même espèce, à cause du même nombre de rangs d'écailles autour du corps et de la même région typique. Il parle d'une variété de coloration. L. MÜLLER (1910), étudiant le beau matériel de la collection Rohde du Musée zoologique de Munich, reconnaît bien *P. reichenowi* et le distingue de la nouvelle espèce *rohdei* qu'il décrit. Ensuite il faut attendre K. P. SCHMIDT (1919) pour apprendre que l'espèce vit également en forêt congolaise, en Ituri. Précisons que cet auteur confond un spécimen de *rohdei* avec *reichenowi* (Zool. Mus. Univ. Michigan, N° 35517) de Kribi, Cameroun. Enfin, MERTENS (1965) rapporte à *reichenowi* un exemplaire que j'ai moi-même récolté à Ngam, Sangmelima, Cameroun en 1953 (SMF 54125) et qui est une ♀ de *rohdei* que j'ai entre mes mains à ce moment, en prêt du Musée de Senckenberg.

Dans le tableau qui suit, je reprends les mêmes caractères que dans celui donné précédemment pour *rohdei*. Ces données sont tirées de 10 exemplaires adultes, 4 ♂♂ et 6 ♀♀. Excepté le nombre de rangs d'écailles autour du corps qui peut être le même quand il s'élève à 24, les différences entre *reichenowi* et *rohdei* sont absolues sans aucun chevauchement. La queue chez *reichenowi* est relativement un peu moins longue et ne dépasse pas le double de la longueur du corps.

Mensurations en mm	♂♂	♀♀
Longueur museau-anus	43 -45	45 -48
Longueur de la queue	68 -84 (type: 90)	61 -82
Largeur de la tête	5,4- 6	5,1- 5,5
Nombre de rangs d'écailles au milieu du corps	22	22 -24
Distance entre les membres	21 -22	21 -24,5

Panaspis gemmiventris (Sjöstedt)

Lygosoma gemmiventris Sjöstedt, Zool. Anz. 20, p. 56. 1897. Cameroun, Mapanja. Type: MNS, Stockholm.

Lygosoma gemmiventris Sjöstedt, Bih. K. svenska Vetensk. Akad. Handl. 23, p. 16, pl. 2, fig. 1, 1897.

Riopa gemmiventris, Mertens, Bonn. zool. Beitr. 15, p. 221, fig., 1965. Fernando Po, Moca.

Matériel: 3 exemplaires, Musées de Senckenberg, Francfort (SMF) et Genève (MHNG).

♂ SMF 60424 et ♀ SMF 60423 de Moca, Fernando Po, 1962; ♀ MHNG 1229.100 de Moca, Fernando Po, 1962.

Diagnose.

Grande espèce, robuste, 64-81 mm du museau à l'anus, à queue longue, à corps allongé et membres bien développés qui ne se rencontrent pas chez la ♀ quand ils sont rabattus tandis que chez le ♂ ils chevauchent légèrement; 24-26 rangs d'écailles autour du milieu du corps, habitus sepsinoïde; sans supranasales, avec la 4^e supralabiale au-dessous de l'œil, une paire de nuchales assez larges, plus hautes que les écailles dorsales élargies qui suivent; les doigts et les orteils sont longs et fins. Coloration dorsale le plus souvent brune avec 8 à 10 raies claires longitudinales s'étendant de derrière la tête jusque sur la queue, parfois uniformément brun clair doré ou encore richement tacheté de brun et de blanc; surface ventrale uniformément clair jaunâtre; dimorphisme sexuel révélé chez le ♂ par des préanales remarquablement grandes et les écailles latéro-caudales de la racine de la queue carénées, caractères absents chez la ♀.

Distribution, écologie, éthologie.

Connue du Cameroun occidental et de Fernando Po, cette espèce semble avoir une aire de répartition assez limitée. Elle n'est pas rare et hante même les habitations selon Eisentraut qui l'a récoltée à Moca à 1200 m d'altitude.

J'ai compté 5 œufs de 11 mm de longueur dans une femelle gravide (record dans le genre *Panaspis*) et MERTENS (1965) qui observe de très jeunes individus de 57 mm de longueur pense que l'espèce est ovovivipare?

Remarque systématique.

Cette espèce décrite il y a presque un siècle et retrouvée par Eisentraut (MERTENS, 1965) est la plus grande du genre et ne pose aucun problème de systématique. Elle appartient au groupe de *Panaspis* sepsinoïdes dont les mâles ont les écailles latérocaudales de la racine de la queue carénées.

***Panaspis vigintiserierum* (Sjöstedt)**

Lygosoma vigintiserierum Sjöstedt, Zool. Anz. 20, p. 56, 1897. Cameroun, Mt Cameroun, Mapanja. Type: MNS, Stockholm.

Lygosoma vigintiserierum Sjöstedt, Bih. K. svenska. Vetensk. Akad. Handl., 23, p. 18, pl. 2, fig. 2, 1897.

Matériel: 4 exemplaires, Musées de Senckenberg, Francfort (SMF) et Genève (MHNG).

♂ SMF 53774 de Nsoug, Manengouba, Cameroun, 1956; ♂ MHNG 1227.26, ♀ 1227.27, juv. 1227.28 des Mts Kala et Nkolodou, Yaoundé, Cameroun, 1969.

Diagnose.

Espèce de taille modeste, 42-49 mm du museau à l'anus, mais à corps mince et allongé, habitus sepsinoïde, les membres quoique bien développés sont courts et séparés lorsqu'ils sont rabattus par une distance de 25 à 29 mm; la queue est épaisse et longue mais n'atteint pas le double de la longueur du corps; 20 à 22 rangs d'écailles autour du milieu du corps; pas de supranasales; la 4^e supralabiale au-dessous de l'œil; une paire de nuchales larges, pas beaucoup plus hautes que les écailles dorsales agrandies qui suivent; les doigts et les orteils sont courts; les doigts sont faiblement mais nettement palmés à la base. Dichromatisme sexuel marqué par la coloration dorsale entièrement brun olivâtre de la tête au bout de la queue chez la ♀ alors que chez le ♂ la queue est très claire, brun jaune contrastant avec la coloration foncée du dos, en outre, le dessus du corps et des membres est finement rayé longitudinalement, les raies sont formées de petites taches foncées plus ou moins serrées ou confluentes, il y a 8 raies parallèles sur le dos qui se continuent en lignes ponctuées jusqu'à l'extrémité de la queue et quelques autres sur les côtés du corps qui s'estompent chez le ♂ et restent bien marquées chez la ♀ où elles forment en se touchant une bande foncée latérale. Dimorphisme sexuel révélé chez le ♂ par les préanales agrandies et les écailles latérocaudales de la racine de la queue carénées.

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce n'était connue que par le type provenant de Mapanja (piémont du Mt Cameroun, vers 1000 m d'altitude) jusqu'à ce que je la retrouve en 1956, à Nsoug sur le Mt Manengouba, dans le même complexe montagneux. En 1964, l'expédition anglaise à Fernando Po, selon J. OATES (in litt.) récolte et observe ce lézard dans la mousse humide près des ruisseaux aux environs de Moca (1300 m d'altitude). MERTENS (1965) cite également un exemplaire juvénile de cette localité. Plus récemment, J. L. AMIET l'a récoltée sur les Mts Kala et Nkolodou, près de Yaoundé, ce qui étend considérablement vers l'Est son aire de répartition. A l'instar de certains batraciens à côté desquels elle vit, cette *Panaspis* semble être une forme orophile qui habite l'étage submontagnard.

Remarque systématique.

TORNIER (1902), sans avoir vu cette espèce la considère synonyme de *reichenowi* à cause du faible nombre de rangs d'écailles autour du corps chez ces deux scinques. SMITH (1937) place « *vigintiserius* » (sic) dans le genre *Lygosoma* section *Sphenomorphus*. MITTLEMAN (1952) qui reconnaît le genre *Sphenomorphus*, y maintient « *vigintiserius* » (sic), curieusement avec une répartition qui ne comprend pas l'Afrique ! MERTENS (1965) place cette espèce dans le genre *Riopa*.

Comme *Panaspis vigintiserierum*¹ n'a été que très peu récoltée et que par conséquent, les données sur cette espèce sont pauvres, je pense utile de donner le détail de mes résultats personnels.

Mensurations en mm; A = queue amputée				
Immatriculation du Musée	SMF 53.744	MHNG 1227.26	MHNG 1227.27	MHNG 1227.28
Sexe	♂	♂	♀ s. ad.	juv.
Longueur museau-anus	49	47	42	25
Longueur de la queue	63 (A)	80	75	—
Longueur membre antérieur	9	9	7,5	—
Longueur membre postérieur	13	14	10,5	—
Distance entre les membres	29	29	25	—
Rangs d'écailles autour du milieu du corps	22	22	22	20
Nombre de lamelles au 4 ^e doigt	10-11	10-12	11	10
Nombre de lamelles au 4 ^e orteil	14-15	15	15	15
Diamètre du trou auditif	0,8	0,7	0,7	—
Nombre de lobules auriculaires	4- 5	4- 5	4- 5	—
Écailles préanales	agrandies	agrandies	normales	—
Écailles latérocaudales proximales	carénées	carénées	lisses	—

***Panaspis pauliani* (Angel)**

Lygosoma (Liolepisma) pauliani Angel, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 12, p. 84, 1940.

Cameroun, Mt Bambouto. Type: MHNP, Paris.

Riopa erythropleuron Mertens, Bonn. zool. Beitr. 19, p. 75, fig. 5 et 6, 1968. Cameroun, Mt Koupé, Nyassosso. Type: MKB, Bonn.

Matériel: 2 exemplaires, Musées de Paris (MHNP) et Koenig Bonn (MKB).

♂ MHNP 1939.82 Mt Bambouto, Cameroun, 1939; ♂ MKB 5814 de Nyassosso, Mt Koupé, Cameroun, 1966.

Diagnose.

Panaspis de taille modérée, 43-53 mm du museau à l'anus (2 exemplaires ♂♂ seulement connus), à corps allongé et membres courts séparés lorsqu'ils sont rabattus, habitus sepsinoïde; 22-24 rangs d'écailles autour du milieu du corps; pas de supranasales; la 4^e supralabiale au-dessous de l'œil; paupière inférieure écailleuse, sans disque mais tout de même transparente (seule espèce du genre ayant ce caractère); une paire de nuchales larges, plus hautes que les écailles dorsales élargies qui suivent; doigts et orteils courts et fins; doigts palmés à la base. Coloration dorsale brun foncé sur la tête et l'avant du dos, s'éclaircissant en devenant brun roux sur le dos pour devenir brun jaune sur la queue, avec de

¹ Extérieurement inséparable du genre *Leptosiaphos* auquel elle appartient peut-être mieux.

nombreuses petites taches claires parsemées qui diminuent en nombre en allant vers l'arrière du corps. Dessous de la tête fortement tacheté de sombre contrastant bien avec la coloration ventrale et subcaudale entièrement claire. Préanales non agrandies mais écailles latérocaudales proximales carénées (dimorphisme sexuel).

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce a été récoltée sur les flancs de Mt Koupé, à 1100 m d'altitude et des Mts Bamboutos, à 2300 m d'altitude ce qui fait présumer qu'elle est une forme orophile des étages submontagnard et montagnard de la Dorsale Camerounaise. Aucune indication n'a été donnée sur son habitat et ses mœurs.

Mensurations en mm; R = queue régénérée		
Immatriculation du Musée	MHNP 1939.82	MKB 5814
Sexe	♂ s. ad.	♂
Longueur museau-anus	43	53
Longueur de la queue	37 R.	64 R.
Longueur membre antérieur	9	9
Longueur membre postérieur	13	13
Distance entre les membres	26	30
Rangs d'écailles autour du milieu du corps	22	24
Nombre de lamelles au 4 ^e doigt	10	10-11
Nombre de lamelles au 4 ^e orteil	14-15	15-16
Diamètre du trou auditif (horiz.)	0,7	0,8
Nombre de lobules auriculaires	0	0
Écailles préanales	normales	normales
Écailles latérocaudales proximales	carénées	carénées

Remarque systématique.

J'ai pu comparer les types de *pauliani* et d'*erythropleuron* et constater qu'ils appartiennent à une même espèce. MERTENS (1968) d'ailleurs le laissait présager. La différence du nombre de rangs d'écailles autour du milieu du corps: 22 chez *pauliani* et 24 chez *erythropleuron* entre dans la variation normale de la pholidose des *Panaspis* comme le nombre des supraciliaires qui est de 6-7 et 5-6 chez chacun des deux types. Pour tous les autres caractères, il y a parfaite identité, en particulier la coloration du dessous de la tête et de la gorge, si caractéristique.

Un caractère qui n'a pas été décrit est celui de la présence d'une petite palmure digitale à la base des doigts qui semble un peu plus développée encore que celle que l'on observe chez *vigintiserium*.

Les préanales ne sont pas du tout agrandies chez *erythropleuron* contrairement à ce que dit MERTENS (1968).

La paupière inférieure est écailleuse sur toute sa surface et l'absence de disque lisse central est unique chez cette espèce parmi toutes les *Panaspis* actuellement connues. Il est intéressant de préciser toutefois que cette paupière, à part le bord supérieur qui est épaissi et pigmenté, est entièrement claire et translucide, même transparente.

***Panaspis amieti* n. sp.**

Matériel: 3 exemplaires, Musée de Genève (MHNG).

♂ holotype MHNG 1240.47 et ♂ paratype MHNG 1240.48, Mont Kala, 3° 52' N; 11° 31' E, à 800 m d'altitude, Yaoundé, Cameroun, 1969; ♂ juv. paratype MHNG 1253.95, Boga, Eséka, 300 m d'altitude, 6.1.1968.

Diagnose.

Espèce de taille modérée, 47-51 mm museau-anus, à corps robuste, épais et allongé, à queue musclée, épaisse à la base, à membres courts, bien séparés quand ils sont rabattus; habitus sepsinoïde; 24-26 rangs d'écailles autour du milieu du corps; pas de supranasales, la 4^e supralabiale au-dessous de l'œil; paupière inférieure avec un disque transparent; une paire de nuchales larges à peine plus hautes que les écailles dorsales peu ou pas élargies qui suivent; doigts et orteils courts, sans palmure basilaire. Coloration dorsale brun roux, plus foncée sur la tête et l'avant du dos, devenant de plus en plus claire en arrière, parsemée de petites taches claires qui diminuent en nombre en allant vers l'arrière; dessous de la tête et du corps entièrement clair blanchâtre, queue avec de nombreuses petites taches brunes. Ecailles préanales non agrandies mais les écailles latérocaudales proximales sont carénées (caractère ♂).

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce n'est connue que par 3 exemplaires mâles qui ont été trouvés en forêt dense, au bord de ruisseaux clairs. Le paratype de Boga, localité située à 300 m d'altitude, indique que cette espèce est une forme de plaine. Il est fort probable qu'elle doit être plus largement distribuée.

Description de l'holotype.

Habitus sepsinoïde, c'est-à-dire avec le corps présentant une elongation caractéristique concrétisée par la grande distance relative entre les membres. Queue bien musclée, assez épaisse à la base, à peine comprimée latéralement dans sa partie terminale, 1,5 fois plus longue que le corps. Les membres sont bien développés mais courts et ne se rencontrent pas quand ils sont rabattus. Les doigts et les orteils sont courts; on compte 11 lamelles sous le 4^e doigt et 15 lamelles sous

le 4^e orteil. Il y a 24 rangs d'écailles subégales autour du milieu du corps. Tête assez large à museau très court et arrondi. L'œil est relativement grand, son diamètre horizontal à peu près égal à la distance comprise entre le bout du museau et l'avant de l'œil. Paupière inférieure avec un grand disque transparent, son diamètre (1,2 mm) plus grand que celui du trou auditif (0,8 mm). Ce dernier verticalement elliptique avec 2 lobules auriculaires internes peu saillants, situés du côté postérieur et difficiles à distinguer. Narine située au centre de la nasale

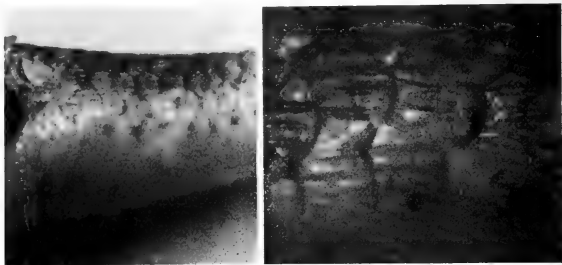


FIG. 5.

Panaspis amieti, n. sp., écailles latérocaudales proximales carénées du mâle; caractère sexuel secondaire.

qui n'est pas divisée. Pas de supranasales. Rostrale en large contact avec la frontonasale, cette dernière formant une suture avec la frontale séparant largement les deux préfrontales; frontale plus étroite inférieurement que la plus large supraoculaire, sa longueur plus faible que la somme des longueurs des frontopariétales et de l'interpariétale; pariétales en contact postérieurement, bordées en arrière par quatre écailles: une paire de petites temporales non différenciées et une paire de nuchales larges, à peine plus hautes que les écailles dorsales qui suivent et qui ne sont pas élargies. 4 supraoculaires; 6 supraciliaires d'un côté, 7 de l'autre; 6 labiales supérieures, la quatrième la plus large et située au-dessous de l'œil. Préanales non agrandies mais les écailles latérocaudales proximales sont carénées (caractère ♂).

Coloration brun roux supérieurement, plus foncé sur la tête et l'avant du dos. Sur la tête, de nombreuses taches foncées de formes diverses forment une ornementation vaguement symétrique, les supraoculaires sont presque entièrement sombres; sur la nuque et l'avant du dos sont distribuées des petites taches blanches espacées qui se raréfient progressivement en allant vers l'arrière du corps. En outre, chaque écaille dorsale ou supracaudale est bordée d'une double ligne brun foncé ce qui dessine un fin réseau sur tout le corps. Les écailles labiales et les temporales

claires, traversées chacune d'une large zone brun foncé, forment dans leur ensemble un dessin contrasté de raies claires et foncées rayonnant au-dessous et derrière l'œil. Entre l'oreille et l'épaule et derrière le bras, 3 ou 4 rangs d'écailles sont mi-parti de clair et de gris bleu et en plus un peu pigmentées de brun. Les flancs sont clairs, à peine marqués de petites touches de pigment. Le dessous de la tête et le ventre sont entièrement clairs. La queue est ponctuée de petites taches brunes à la surface antérieure.

Mensurations en mm et données diagnostiques

	holotype ♂	paratypes ♂	♂ juv.
Longueur museau-anus	51	47	33
Longueur de la queue	75	45	46
		(régénérée)	
Longueur du membre antérieur	11	10	—
Longueur du membre postérieur	14	13	—
Distance entre les membres	27,5	26	—
Rangs d'écailles autour du milieu du corps	24	24	25
Nombre de lamelles au 4 ^e doigt	11	10	11
Nombre de lamelles au 4 ^e orteil	15	14	16
Diamètre du disque palpébral	1,2	1,2	—
Diamètre du trou auditif (vertical)	0,8	0,6	—
Écailles préanales	non agrandies	non agrandies	non agrandies
Écailles latérocaudales proximales	carénées	carénées	carénées

Remarque sur les paratypes.

Ils sont passablement plus foncés que l'holotype et les taches claires parsemées se remarquent jusque sur la base de la queue. Au quart du corps, le nombre de rangs d'écailles est de 26.

Remarque systématique et discussion.

Par sa livrée dorsale, *amiети* ressemble étonnamment à *pauliani* et quand j'en étais au premier tri du matériel étudié ici, je pensais avoir retrouvé cette dernière espèce. Un examen plus attentif révéla par la suite des différences importantes dans les proportions de la tête et du corps, la coloration gulaire et subcaudale, la structure de l'oreille et de la paupière inférieure qui possède un disque transparent chez *amiети* tandis qu'elle est écailleuse sur toute la surface chez *pauliani*. Je reviendrai plus loin sur cette comparaison.

Confrontée avec les autres espèces du genre, *Panaspis amiети* peut tout de suite être séparée des espèces qui ont de 30 à 38 rangs d'écailles autour du milieu du corps, un habitus mabuiforme et la 5^e supralabiale au-dessous de l'œil, soit: *breviceps*, *kitsoni* et *nimbaensis* et également d'*africana* pour le dernier caractère seulement. Parmi les espèces possédant de 22 à 26 rangs d'écailles autour du corps,

reichenowi et *rohdei* se distinguent par leur habitus lacertiforme et les membres qui chevauchent quand ils sont rabattus. Il ne reste alors que les espèces que j'ai tenté de distinguer par leur habitus « sepsinoïde » caractérisé par une nette élongation du corps en dépit de la minceur ou de la robustesse de celui-ci. Ce sont: *gemmiventris*, *vigintiserierum*, *lepesmei* et *pauliani*. Les trois premières nommées se distinguent immédiatement par la livrée dorsale tout à fait différente. En plus *gemmiventris* diffère par la taille remarquablement grande et par les lamelles plus nombreuses aux doigts et aux orteils; *vigintiserierum* par la minceur du corps et la longueur de la queue; *lepesmei*, par la longueur des membres et le nombre de lamelles digitales. Enfin, *pauliani* si ressemblante par la livrée dorsale se distingue d'*amioti* par plusieurs caractères importants comparés dans le tableau qui suit.

caractères	<i>pauliani</i> ♂	<i>amioti</i> ♂
Largeur du corps	7 mm	9 mm
Longueur du museau comparé au diamètre horizontal de l'œil	plus long	égal
Distance entre les membres	31 mm	27,5 mm
Disque transparent à la paupière inférieure . .	absent	présent
Trou auditif	en forme de fente horizontale	verticalement elliptique
Coloration subcéphalique	foncée	claire
Coloration subcaudale	entièrement claire	avec de nombreuses petites taches brunes

***Panaspis lepesmei* (Angel)**

Lygosoma (Liolepisma) lepesmei Angel, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 12, p. 82, 1940. Cameroun occidental, Mt Bambouto. Type: MHNP, Paris.

Matériel: 2 exemplaires, Musée de Paris (MHNP).

♀ holotype MHNP 1939.83; ♀ paratype MHNP 1939.84, Monts Bamboutos, Cameroun, 1939.

Diagnose.

Panaspis d'assez grande taille, 57-58 mm museau-anus (♀♀ seules connues) à corps robuste et allongé, un peu déprimé dorsoventralement, avec des membres bien développés ne se rencontrant pas lorsqu'ils sont rabattus; queue relativement courte, musclée, épaissie à la base; habitus sepsinoïde; 26 rangs d'écailles autour du milieu du corps, les rangs médiodorsaux élargis; pas de supranasales; trois

paires de grandes nuchales consécutives (caractère unique dans le genre); la quatrième supralabiale située au-dessous de l'œil. Doigts et orteils assez longs et fins. Coloration dorsale brun foncé, régulièrement et finement tacheté de clair à cause des écailles bicolores; femelle avec deux raies claires bien contrastées, de chaque côté du dos, courant de l'œil jusque sur la base de la queue. Dessous clair jaunâtre.

Distribution, écologie, éthologie.

Cette espèce est certainement orophile puisqu'elle a été découverte sur les Monts Bamboutos à 2300 m d'altitude. La femelle paratype porte 2 œufs de 12 mm de longueur.

Remarque systématique.

Par ses trois paires de nuchales et sa livrée, cette espèce est très caractéristique et se distingue aisément de toutes les autres. Par la pholidose céphalique, en particulier par la grande internasale et les petites frontonasaes ainsi que par le corps un peu déprimé dorsoventralement, *lepesmei* se rapproche de *fuhni* n. sp.

***Panaspis fuhni* n. sp.**

Matériel: 1 exemplaire, Musée de Genève (MHNG).

♀ holotype MHNG 963.41, Abong Mbang, Cameroun, 3° 59' N: 13° 11' E, 650 m d'altitude, 5.1957.

Diagnose.

Espèce de taille modérée, 45 mm museau-anus, à corps légèrement subaplati, à membres bien développés qui chevauchent à peine lorsqu'ils sont rabattus, avec des doigts et des orteils longs et fins; queue épaisse à la base; habitus sepsinoïde; 24 rangs d'écailles autour du milieu du corps; pas de supranasales, la 4^e supralabiale située au-dessous de l'œil; une paire de nuchales larges presque deux fois plus hautes que les écailles dorsales élargies qui suivent; paupière inférieure avec un disque transparent. Coloration dorsale brun clair roussâtre, le dessus de la tête plus sombre, en particulier les pariétales presque noires; deux fines raies claires longitudinales de chaque côté du dos, allant de l'arrière de l'œil à la base de la queue, augmentent le contraste avec la bande brun foncé qui orne les côtés du corps, de l'œil à la queue sur laquelle elle se poursuit. Dessous du corps assez clair pourtant finement pigmenté de brun. On distingue faiblement sous la tête des taches alignées en 8 raies subparallèles longitudinales divergentes et 3 raies parallèles sous la queue. Écailles préanales non agrandies (♀ seule connue).

Distribution, écologie, éthologie.

L'holotype ♀ seul connu a été capturé en forêt dense de moyenne altitude et n'est pas gravide.

Description de l'holotype.

Habitus sepsinoïde, corps subaplati avec des membres bien développés qui chevauchent à peine quand ils sont rabatus; les doigts et les orteils sont longs et fins. La queue est subaplatie et épaisse à la base, elle est amputée mais par reconsti-

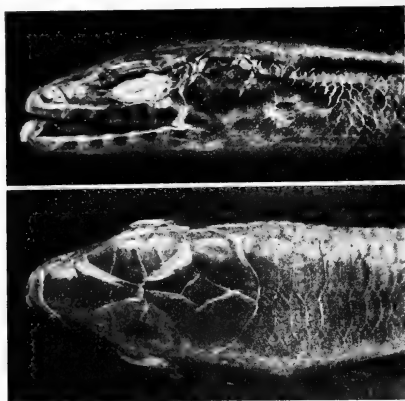


FIG. 6.

Panaspis fuhni n. sp.,
tête où l'on observe six supralabiales,
le trou auditif très petit et horizontalement elliptique, de petites préfrontales
et plusieurs paires de larges écailles dorsales à la suite des nuchales.

tution comparative, on peut évaluer sa longueur totale à 60 mm environ soit 1,5 fois la longueur du corps. Le museau (2,9 mm) est plus long que le diamètre de l'œil (2,4 mm), il est arrondi, Narine située au centre de la nasale qui n'est pas divisée. Pas de supranasales; rostrale en très large contact avec la frontonasale qui est grande et plus haute que la demi-hauteur de la frontale; préfrontales petites, largement séparées par la suture entre la frontonasale et la frontale; frontale aussi large inférieurement que la plus grande supraoculaire, sa longueur plus petite que la somme des longueurs des frontopariétales et de l'interpariétale; pariétales en contact postérieurement, bordées en arrière par 4 écailles: une paire de grandes

temporales et une paire de nuchales assez larges et notablement plus hautes que les écailles dorsales élargies qui suivent; 4 supraoculaires; 6 supraciliaires; 6 supralabiales, la quatrième la plus large, située au-dessous de l'œil; trou auditif, très petit, en fente horizontale (0,8 mm de plus grand diamètre), plus petit que le disque palpébral (1 mm) et même que la hauteur de la 4^e supralabiale; pas de lobules auriculaires distincts; 24 rangs d'écailles autour du milieu du corps, à peu près subégales, mais on note un léger élargissement des écailles médiadorsales à l'avant du corps et l'on peut préciser que les six rangs d'écailles dorsaux à mi-corps sont un peu plus larges que les écailles costales. Préanales non agrandies (♂ inconnu). Sous le 4^e doigt, on compte 11 lamelles et il y en a 13 sous le 4^e orteil.

La coloration dorsale est d'un brun roussâtre assombri d'une teinte olivâtre; elle est uniforme, les écailles dorsales étant finement pigmentées sur toute leur surface sans condensation de pigment à l'apex ou sur les bords. Sur la tête, les pariétales sont très sombres et forment une double zone foncée qui se détache du reste de la coloration dorsale. De chaque côté du dos, les écailles dorsales sont dépigmentées et dessinent une raie claire longitudinale qui court de l'arrière de l'œil à la base de la queue et qui contraste vivement avec la coloration brun foncé des côtés du corps. La bande brun foncé qui mord sur l'œil et se poursuit sur les côtés du corps jusqu'à la base de la queue n'est pas bien délimitée inférieurement et se fond dans la coloration claire ventrale. Entre l'oreille et le membre antérieur et encore derrière le bras, il y a une zone d'écailles gris bleu (qui doivent être plus vives chez le ♂). La surface ventrale apparaît claire mais elle est irrégulièrement pigmentée et l'on distingue sous la tête des taches alignées qui forment 8 raies subparallèles divergentes (trait de la livrée qui doit être certainement plus contrasté chez le ♂); sous la queue, des taches brunes forment trois raies interrompues parallèles.

Mensurations en mm et données diagnostiques	
	holotype ♀
Longueur museau-anus	45
Longueur de la queue	22
	(amputée, ?60)
Longueur du membre antérieur	11
Longueur du membre postérieur	14
Distance entres les membres	24
Rangs d'écailles autour du milieu du corps	24
Nombre de lamelles au 4 ^e doigt	11
Nombre de lamelles au 4 ^e orteil	13
Diamètre horizontal de l'œil	2,4
Distance œil-bout du museau	2,9
Diamètre du disque palpébral	1
Diamètre du trou auditif (horizontal).	0,8
Lobules auriculaires	0
Ecailles préanales	non agrandies

Remarque systématique et discussion.

J'ai gardé longtemps à l'étude cette nouvelle espèce dont je n'ai malheureusement obtenu qu'un seul exemplaire ♀. Bien que les membres chevauchent légèrement chez la femelle, l'habitus est plutôt sepsinoïde. En effet, la queue épaisse à la base est caractéristique et diffère nettement de celle des espèces mabuiformes ou lacertiformes. De ces dernières, *fuhi* se distingue aisément par sa livrée et en particulier de *breviceps*, *kitsoni*, *nimbaensis* et *africana*, par la quatrième labiale supérieure située au-dessous de l'œil, de *reichenowi* et *rohdei* par le nombre beaucoup plus faible de lamelles digitales et pédieuses. Les espèces à habitus sepsinoïde sont également toutes bien différentes par leur livrée. En outre, *lepesmei* et *gummiventris* possèdent un beaucoup plus grand nombre de lamelles digitales et pédieuses, *pauliani* diffère par l'absence de disque palpébral transparent, *amioti* par le trou auditif en fente verticale et *vigintiserierum* par le nombre plus faible d'écailles autour du corps et les lobules auriculaires.

PHYLOGÉNIE

Si l'on admet avec FUHN (1972) un phylum du genre *Panaspis* en Afrique occidentale, l'étude comparative des espèces que je viens de faire m'amène à distinguer trois groupes qui semblent représenter des tendances évolutives distinctes. Le premier est caractérisé par un habitus mabuiforme, un nombre élevé d'écailles autour du corps, la présence de supranasales et enfin, 7 supralabiales avec la cinquième située au-dessous de l'œil. Les espèces de ce groupe sont: *breviceps*, *kitsoni*, *nimbaensis* et *africana*. Les deux dernières ne possèdent pas tous les caractères sélectionnés et *africana* est la forme la plus divergente du groupe. Néanmoins, par l'habitus, la structure des mains et des pieds et le type de livrée, ces quatre espèces sont manifestement proches et forment un ensemble distinct des autres groupes de *Panaspis*. Les espèces du deuxième groupe sont caractérisées par leur habitus lacertiforme, le corps svelte, les membres bien développés, chevauchant largement quand ils sont rabattus, les doigts et les orteils très longs et fins avec un nombre maximum de lamelles digitales et pédieuses, une longue queue effilée, pouvant dépasser le double de la longueur du corps et non épaissie à la base. Ces espèces sont: *reichenowi* et *rohdei*. Enfin, une autre tendance évolutive me paraît nettement manifestée par un troisième groupe d'espèces à habitus sepsinoïde caractérisé par une elongation du corps, des membres courts et robustes qui ne chevauchent pas quand ils sont rabattus, la queue musclée, épaissie à la base (sa longueur n'étant pas significative, elle est modérée ou très longue suivant les espèces). Dans ce groupe, quatre espèces: *vigintiserierum*¹, *gummiventris*,

¹ Si cette espèce n'appartient pas au genre *Leptosiphos*?

pauliani et *amieti* n. sp. sont manifestement très proches, possédant un caractère sexuel secondaire commun, les écailles latérocaudales proximales carénées chez le ♂, un corps robuste à section ovale ou subcirculaire. Deux dernières espèces: *lepesmei* et *fuhni* n. sp. me semblent appartenir à ce groupe par leur habitus

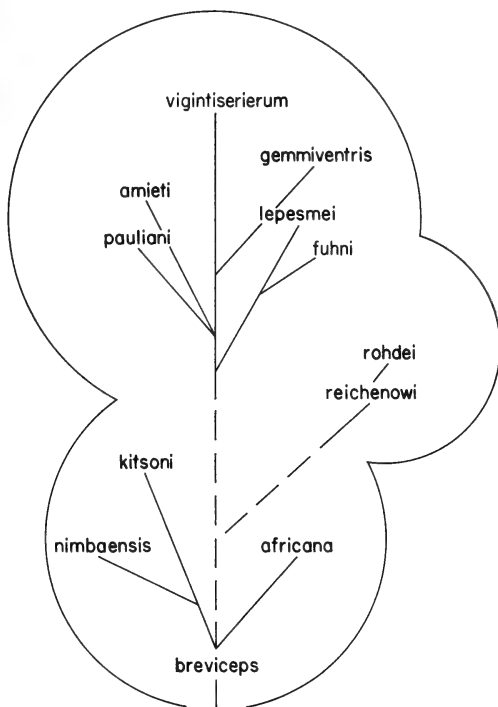


FIG. 7.

Tableau phylogénique des *Panaspis* d'Afrique occidentale.

Dans le grand cercle: espèces *sepsinoïdes*;

dans le petit cercle: espèces *lacertiformes*;

dans le cercle moyen: espèces *mabuiformes*.

sepsinoïde et notamment la queue musclée et épaisse à la base mais, leur corps subaplatis, beaucoup plus déprimé dorsoventralement et leur type de livrée les écartent des espèces précédentes. De plus, ces espèces ne sont connues actuellement que par des individus femelles et le caractère sexuel secondaire des écailles latérocaudales proximales des mâles n'a pas pu être vérifié.

La région du Golfe de Guinée et du Cameroun occidental apparaît comme un centre de spéciation avec de nombreuses espèces orophiles et semble-t-il endémiques pour plusieurs d'entre elles.

Catalogue des espèces décrites avec quelques caractères diagnostiques				
Espèces décrites	Terra Typica	Rangs d'écaillés autour du corps	Supranasales	Supralabiales avec (sous-oculaire)
1. <i>breviceps</i> (Peters) 1873	Gabon	34 (32-38)	présentes	7 (5)
2. <i>batesi</i> (Boulenger) 1900	Guinée équatoriale	32	présentes	7 (5)
3. <i>buchneri</i> (Werner) 1900	Cameroun	36	à demi prés.	7 (5)
4. <i>auricillata</i> (Chabanaud) 1917	Gabon	34	absentes!	6! (5)
5. <i>kitsoni</i> (Boulenger) 1913	Nigéria et Côte d'Ivoire	30	présentes (petites)	(5)
6. <i>spurelli</i> (Boulenger) 1913	Ghana	30	présentes (petites)	7 (5+6)
7. <i>dahomeyensis</i> (Chabanaud) 1917	Dahomey	32	présentes (petites)	7 (5+6)
8. <i>togoense</i> (Werner) 1902	Togo	30	présentes	7 (5)
9. <i>nimbaensis</i> (Angel) 1944	Côte d'Ivoire	30	absentes	6 (5)
10. <i>africana</i> (Gray) 1845	São Thomé, Rolas, Principe et Annobon	24 (24-26)	absentes	7 (5)
11. <i>rohdei</i> (Müller) 1910	Cameroun	26 (24-26)	absentes	6 (4)
12. <i>digitata</i> (Chabanaud) 1917	Gabon	26	absentes	6 (4)
13. <i>reichenowi</i> (Peters) 1874	Cameroun	22 (22-24)	absentes	6 (4)
14. <i>vigintiserierum</i> (Sjöstedt) 1897	Cameroun	20 (20-22)	absentes	5 (4)
15. <i>gemmiventris</i> (Sjöstedt) 1897	Cameroun	24 (24-26)	absentes	6 (4)
16. <i>pauliani</i> (Angel) 1940	Cameroun	22 (22-24)	absentes	5 (4)
17. <i>erythropleuron</i> (Mertens) 1968	Cameroun	24	absentes	6 (4)
18. <i>amieti</i> n. sp.	Cameroun	24	absentes	6 (4)
19. <i>lepesmei</i> (Angel) 1940	Cameroun	26	absentes	5 (4)
20. <i>fuhni</i> n. sp.	Cameroun	24	absentes	6 (4)

Les espèces en *italique* sont synonymes des espèces en caractère **gras** qui les précèdent. Le numéro 8: *togoense* est insertae sedis. 12 espèces sont valides.

ABRÉVIATIONS

- MHNP: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
 SMF: Senckenberg Natur. Museum, Francfort
 ZSM: Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, Munich
 MNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart
 ZMB: Zoologisches Museum, Berlin
 MKB: Museum Alexander Koenig, Bonn
 BMNH: British Museum of Natural History, Londres

Mensurations en mm et données diagnostiques comparatives des espèces reconnues

	Longueur museau- anus	Longueur de la queue	Distance entre les membres	Longueur membre antérieur	Longueur membre postérieur	Rangs d'écailles mi-corps	Supra- scales	Supra- biales (sub. ocul.)	Trou auditif, lobules	Lamelles au 4 ^e doigt	Lamelles au 4 ^e orteil
<i>breviceps</i>	50-68	80-110	27-31	15-17	20-23	32-38	présentes	7 (5)	V. 2-3	8-10	11-12
<i>kitsoni</i>	40-54	70- 82	22-26	10-13	15-17	28-32	présentes	7 (5)	V. 2-3	8-10	11-13
<i>nimbaensis</i>	44-47	53- 60	21-24	11-12	17-19	30	absentes	7 (5)	R. 0	8- 9	10-11
<i>africana</i> ¹	35-47	45- 56	17-24	8- 9	10-12	24-26	absentes	7 (5)	R. 0-5	8-11	11-14
<i>reichenowi</i>	43-48	65- 90	21-25	12-13	16-17	22-24	absentes	6 (4)	V. 0	16-19	20-23
<i>rohdei</i>	50-52	90-120	26-35	15-17	19-23	24-26	absentes	6 (4)	V. 0-4	18-20	23-26
<i>fuhni</i>	45	(?) 60	24	11	14	24	absentes	6 (4)	H. 0	11	13
<i>lepesmei</i>	58	64- 71 R.	33	13-14	18-19	26	absentes	5 (4)	R. 0	13-14	18-19
<i>gemmiventris</i>	61-81	110-130	38-50	19-20	24-26	24-26	absentes	6 (4)	R. 0	15-17	19-21
<i>paulini</i>	43-53	53- 64 R.	26-31	9	13	22-24	absentes	5 (4)	H. 0	10-11	14-16
<i>amietii</i>	47-51	75	26-28	10-11	13-14	24	absentes	6 (4)	V. 2	10-11	14-15
<i>vigintiserierum</i>	42-49	75- 90	29	8- 9	12-13	20-22	absentes	5 (4)	H. 4-5	10-11	14-15

1. *P. africana annobonensis* Fuhn 1972 avec 10-12 lamelles au 4^e doigt et 16-18 au 4^e orteil est assez différenciée pour être élevée au rang d'espèce.

NRS: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm

CZL: Centro de Zoologia, Lisbonne

ZMUM: Zoological Museum, University of Michigan, Ann Arbor

MHNG: Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

REMERCIEMENTS

Je remercie mes collègues qui ont bien voulu m'envoyer du matériel en prêt, discuter des questions litigieuses ou encore relire et critiquer mon manuscrit. Ce sont: A. G. C. Grandison, British Museum of Natural History, Londres, S. Manaças, Centro de Zoologia, Lisbonne, J. L. Amiet, Faculté des Sciences de l'Université, Yaoundé, R. Mertens et K. Klemmer, Senckenberg Natur-Museum, Francfort, U. Gruber, Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, Munich, J. Guibé, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, M. Lamotte et R. Barbault, Ecole normale supérieure, Paris, I. E. Fuhn, Institut de Biologie, Bucarest, W. Böhme, Museum Alexander Koenig, Bonn, R. F. Inger et H. Marx, Field Museum of Natural History, Chicago, G. Vestergren, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.

RÉSUMÉ

Les Lygosominés d'Afrique occidentale, placés pendant longtemps dans le genre *Lygosoma*, considéré ubiquiste, appartiennent au genre *Panaspis* Cope (FUHN, 1972). Sur 18 espèces proposées dans la littérature, 10 seulement sont reconnues valides. Deux nouvelles espèces du Cameroun sont décrites et discutées: *Panaspis amieti* n. sp. et *Panaspis fuhni* n. sp.

SUMMARY

The West African Lygosomid Lizards, placed tentatively and for a long time in the ubiquitous genus *Lygosoma*, belong to the genus *Panaspis* Cope (FUHN, 1972). Among 18 species, found in the literature, 10 only are recognized as full species. Two new species from the Cameroun are described and discussed: *Panaspis amieti* n. sp. and *Panaspis fuhni* n. sp.

ZUSAMMENFASSUNG

Die westafrikanischen Arten der Lygosominae waren lange Zeit in die Gattung *Lygosoma* gestellt worden, von der man eine weltweite Verbreitung angenommen hatte. Die Zugehörigkeit dieser Arten zum Genus *Panaspis* Cope konnte kurzlich bewiesen werden (FUHN, 1972). Von den 18 aus der Literatur bekannten Arten werden hier nur 10 als valid angesehen. Zwei neue Arten aus Kamerun werden beschrieben und diskutiert: *Panaspis amieti* n. sp. und *Panaspis fuhni* n. sp.

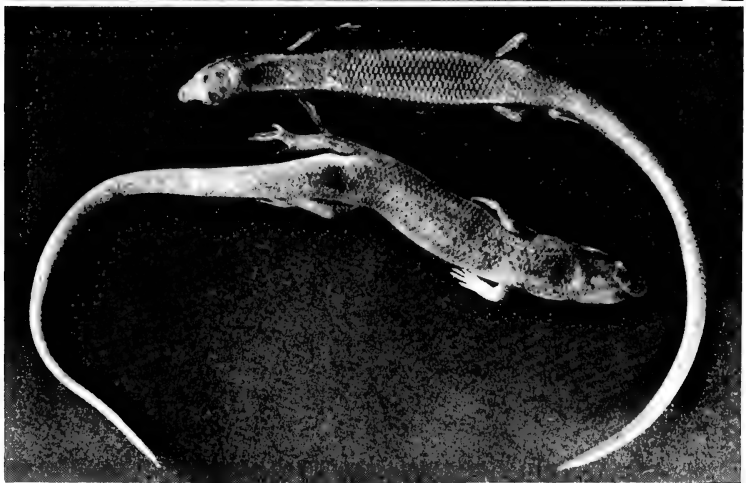
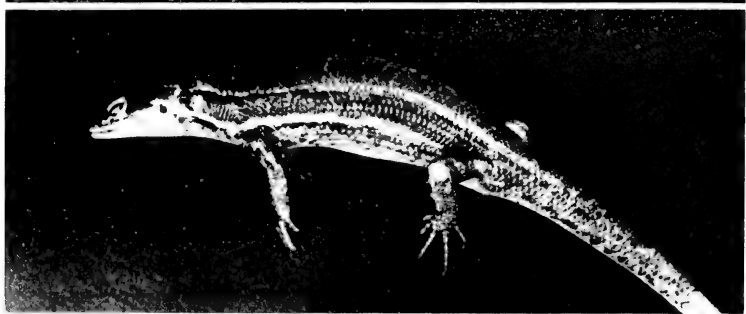
OUVRAGES CITÉS OU CONSULTÉS

- AMJET, J. L. 1970. Les Batraciens orophiles du Cameroun. *Ann. Fac. Sci., Cameroun* 5: 83-102.
- ANGEL, F. 1940. Deux nouvelles espèces de *Lygosoma* du Cameroun, Matériaux de la mission P. Lepesme, R. Paulian et A. Villiers. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 12: 82-85.
- ANGEL, F. 1940. Reptiles et Amphibiens recueillis au Cameroun par la mission P. Lepesme, R. Paulian et A. Villiers. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 12: 390-399.
- ANGEL, F. 1944. Un Léopard nouveau du Mont Nimba (Haute Guinée française) appartenant au genre *Lygosoma* (Matériaux de la mission Lamotte au Mont Nimba en 1942). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 16: 293-294.
- BARBAULT, R. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Le cycle annuel de la biomasse des Amphibiens et des Léopards. *Terre Vie* 21: 297-318.
- BOULENGER, G. A. 1887. Catalogue of the Lizards in the British Museum, *London* 3: 1-575.
- BOULENGER, G. A. 1900. A list of the Batrachians and Reptiles of the Gaboon (French Congo), with descriptions of new genera and species. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1900: 433-456.
- BOULENGER, G. A. 1906. Report of the Reptiles collected by the late L. Fea in West Africa. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Genova* 2: 196-216.
- BOULENGER, G. A. 1913. Descriptions of new Lizards in the collection of the British Museum. *Ann. Mag. nat. Hist.* 12 (8): 563-566.
- BOULENGER, G. A. 1917. Descriptions of a new Lizard and two new Frogs discovered in West Africa by Dr. H. G. F. Spurelli. *Ann. Mag. nat. Hist.* 19 (8): 407-409.
- CHABANAUD, P. 1917. Enumération des Reptiles non encore étudiés de l'Afrique occidentale, appartenant aux collections du Muséum, avec la description des espèces nouvelles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 23: 83-105.
- FUHN, I. E. 1969. The Polyphyletic origin of the genus *Ablepharus* (Reptilia, Scincidae): a case of parallel evolution. *Z. zool. Syst. EvolForsch.* 7: 67-76.
- FUHN, I. E. 1970. Contribution à la systématique des Lygosomines africains (Reptilia Scincidae). I. Les espèces attribuées au genre *Ablepharus*. *Revue roum. Biol. Sér. Zool.* 15: 379-393.
- FUHN, I. E. 1972. Révision du Phylum forestier du genre *Panaspis* Cope (Reptilia, Scincidae, Lygosominae). *Revue roum. Biol. Sér. Zool.* 17 (4): 257-271.
- GRANDISON, A. G. C. 1956. On a collection of Lizard from West Africa. *Bull. Inst. fond. Afr. noire, Sér. A* 18: 224-245.
- GRAY, J. E. 1845. Catalogue of the species of Lizards in the collection of the British Museum, *London*: 289 p.
- GREER, A. E. 1967. A new generic arrangement for some Australian Scincid Lizards. *Breviora* 267: 1-19.
- GREER, A. E. 1967. The generic relationships of the African Scincid genus *Eumecia*. *Breviora* 276: 1-9.
- GREER, A. E. 1970. A subfamilial classification of Scincid Lizards. *Bull. Mus. comp. Zool.* 139: 151-183.

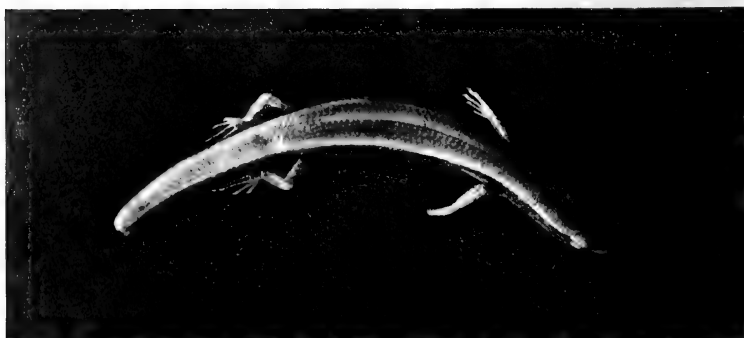
- LOVERIDGE, A. 1952. Mission A. Villiers au Togo et au Dahomey (1950), XII. Tortoises and Lizards. *Bull. Inst. fond. Afr. noire* 15: 229-242.
- MANAÇAS, S. 1958. Anfíbios e Repteis das Ilhas de São Tomé e do Príncipe e do Ilhéu das Rolas. *Confer. internat. African. ociden.* 4: 179-192.
- MERTENS, R. 1965. Die Reptilien von Fernando Poo. *Bonn. zool. Beitr.* 15: 211-238.
- MERTENS, R. 1968. Zur Kenntnis der Herpetofauna von Kamerun und Fernando Poo. *Bonn. zool. Beitr.* 19: 67-84.
- MITTLEMAN, M. B. 1952. A generic synopsis of the Lizards of the Subfamily Lygosominae. *Smithson. misc. Collns.* 117: 1-35.
- MÜLLER, L. 1910. Beiträge zur Herpetologie Kameruns. *Abh. bayer. Akad. Wiss.* 24: 545-626.
- OATES, J. 1965. Expedition to Fernando Po. *Animals* 7 (4): 85-91.
- PARKER, H. W. 1936. Dr. Karl Jordan's expedition to South-West Africa and Angola: Herpetological collections. *Novit. zool.* 40: 115-146.
- PETERS, W. 1873. Über eine neue Schildkrötenart, *Cinosternon Effeldtii* und einige andere neue weniger bekannte Amphibien. *Mber. K. preuss. Akad. Wiss.* 1873: 603-617.
- PETERS, W. 1874. Über neue Reptilien (*Peropus*, *Agama*, *Euprepes*, *Lygosoma*, *Typhlops*, *Heterolepis*) der herpetologischen Sammlung des berliner zoologischen Museum. *Mber. K. preuss. Akad. Wiss.* 1874: 159-164.
- REICHENOW, A. 1874. Eine Sammlung Lurche und Kriechthiere von Westafrika. *Archiv. Naturg.* 15: 287-298.
- SCHMIDT, K. P. 1919. Contribution to the Herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo expedition 1909-1915. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* 39: 385-624.
- SJÖSTEDT, Y. 1897. Reptilien aus Kamerun, West Africa. *Bih. K. svenska Vetensk. Akad. Handl.* 23: 1-36.
- SMITH, M. A. 1937. A review of the genus *Lygosoma* (Scincidae: Reptilia) and its allies. *Rec. Indian Mus.* 39: 213-234.
- TORNIER, G. 1902. Die Crocodile, Schildkröten und Eidechsen in Kamerun. *Zool. Jahrb. Syst.* 15: 663-677.
- WERNER, F. 1902. Über westafrikanische Reptilien. *Verh. zool. bot. Ges. Wien* 52: 332-348.
- WERNER, F. 1909. Beschreibung neuer Reptilien aus dem Kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.* 65: 55-63.
- WITTE, G. F. de. 1936. Description d'une espèce nouvelle du genre *Ablepharus* provenant du Congo belge. *Rev. Zool. Bot. afr.* 29: 29-33.

Adresse de l'auteur :

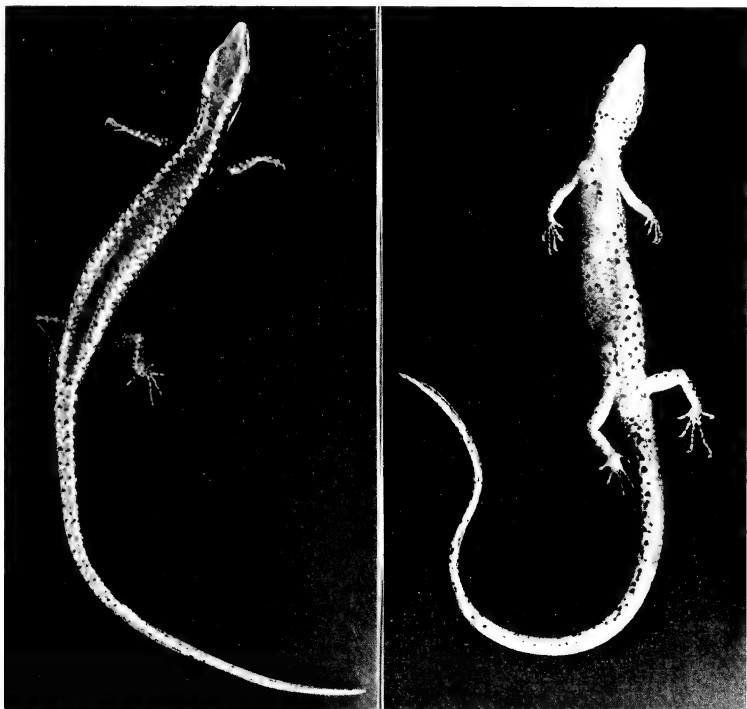
Muséum d'Histoire naturelle
Case postale 284
CH-1211 Genève 6
Suisse



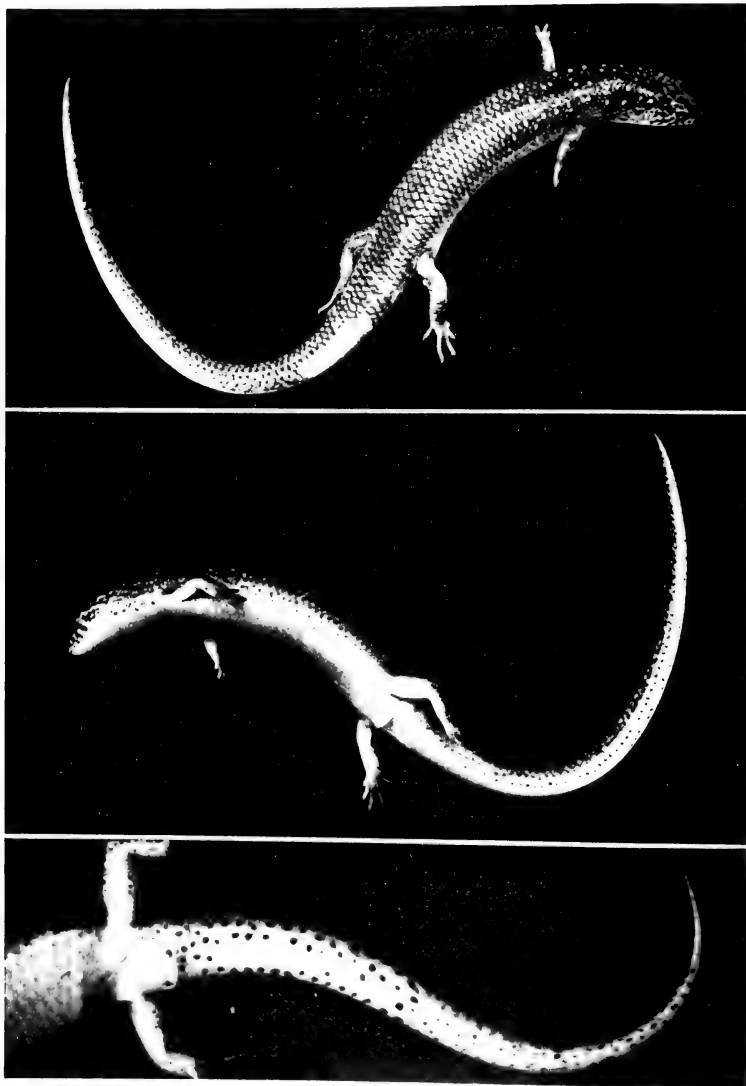
(en haut) *Panaspis breviceps* ♂, (au milieu) *Panaspis breviceps* ♀, dichromatisme sexuel accusé; (en bas) *Panaspis kitsoni* ♀ et ♂, dichromatisme sexuel peu marqué, 5/4.



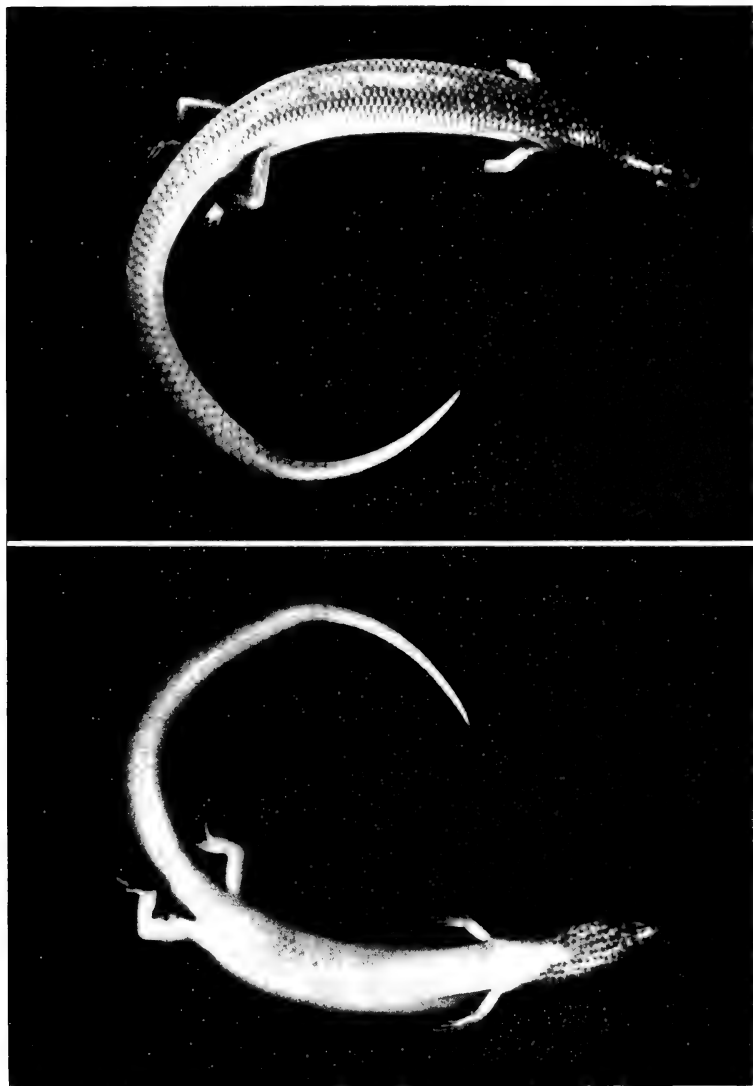
(en haut, à gauche) *Panaspis nimbaensis* ♂, 4/3;
 (en haut, à droite) *Panaspis africana* ♀ et ♂, 5/4;
 (en bas) *Panaspis fuhni* n. sp. ♀, 3/2.



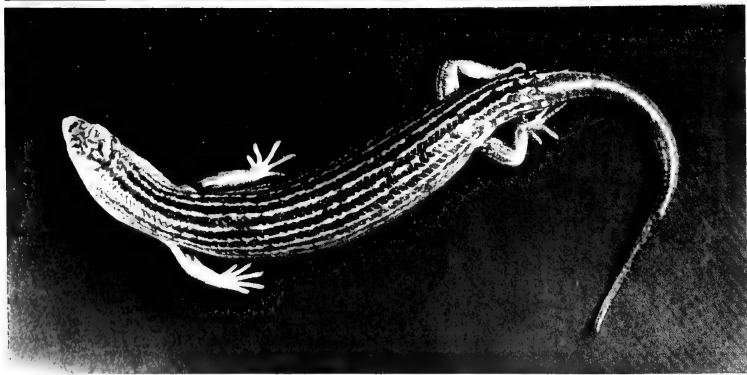
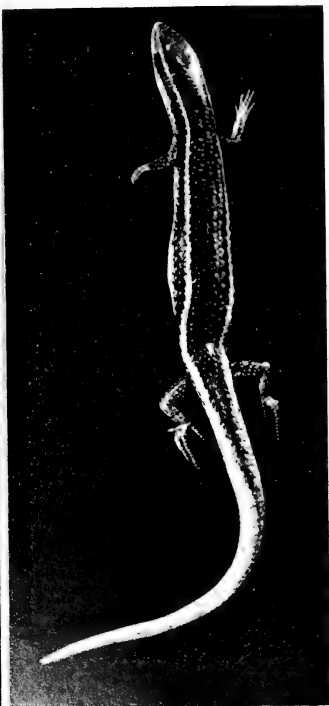
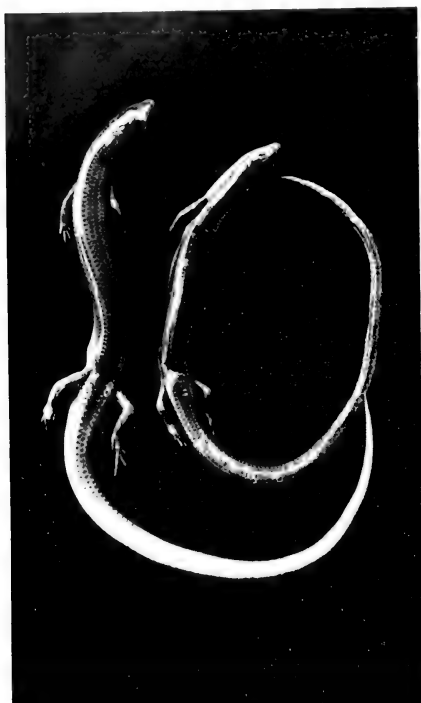
(en haut) *Panaspis reichenowi*,
coloration dorsale et ventrale semblable chez les deux sexes;
(en bas) *Panaspis rohdei* ♀, le sexe ♂ possède la même livrée, 3/2.



(en haut) *Panaspis amieti* n. sp. ♂, livrée dorsale de l'holotype, 4/3;
 (au milieu) même individu, aspect latéral et ventral, 4/3;
 (en bas) même espèce, paratype, ornementation subcaudale, 3/1.



(en haut) *Panaspis pauliani* ♂, coloration dorsale, 3/2;
(en bas) même individu, face ventrale avec l'ornementation
subcéphalique spécifique, 3/2.



(en haut, à gauche) *Panaspis vigintiserierum* ♂ avec la queue claire
 et ♀ avec la queue pigmentée, dichromatisme sexuel;
 (en haut, à droite) *Panaspis lepesmei* ♀, holotype, coloration dorsolatérale;
 (en bas) *Panaspis genimiventris* ♀, phase rayée, queue régénérée 5/4.

Gracilentulus neotropicus a new species of Protura from Brazil

by

Josef NOSEK

With 10 figures

Holotype ♀ from Rio de Janeiro, Botanical garden. The soil sample was taken on a very humid place under *Dendrocalamus giganteus* from Burma, 26.3.1965 Dr. W. Hüther leg.

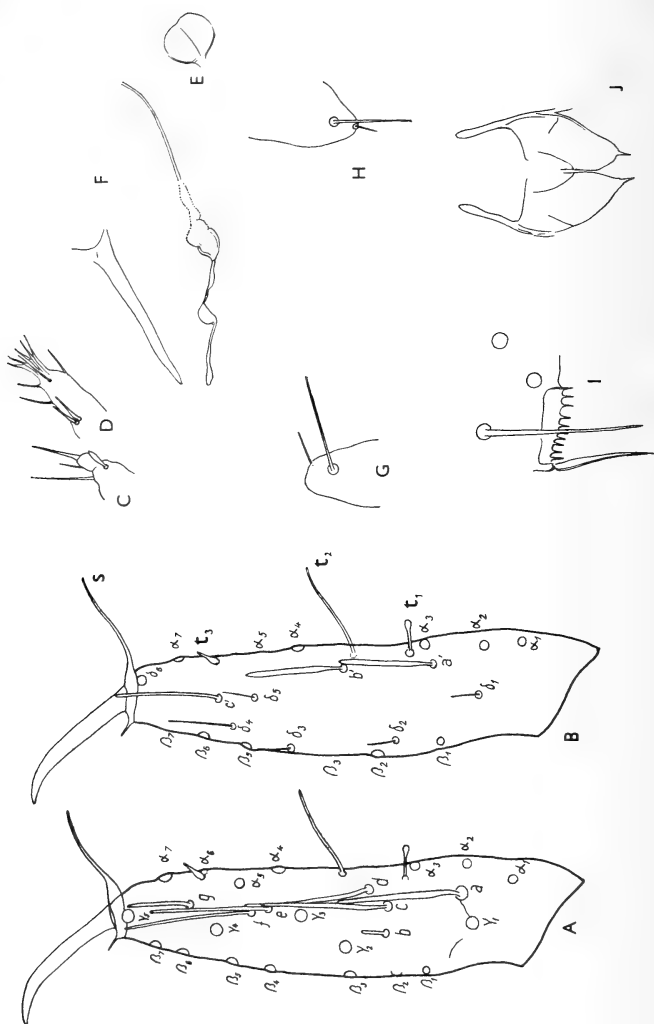
Holotype mounted in Swan's medium kept in Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Description. Length of body 980 μ , foretarsus without claw 68 μ .

Head. — Mouthparts small and inconspicuous. Labrum reduced, labial palp is strongly reduced with an apical seta, foliaceous sensilla and two other setae. Maxillary palp with two spindle-shaped sensillae (figs. C, D). Pseudoculus slightly broader than long. PR = 13 (fig. E). Canal of maxillary gland with two oval widenings along the tube. The proximal part as long as the proximal branch of fulcrum (fig. F).

Thorax. — Foretarsus is characterized with dorsal sensillae being t_1 claviform with globular tip, t_2 setiform and t_3 jar-shaped. All sensillae are present. Sensilla d near b and c . Sensilla b is extremely short, shorter than in *G. kenyanus* Cdé. Sensillae a , a' and b' are broader than the others. The ratio of sensillae on foretarsus in exterior view $a:b:c:d:e:f:g$ as 31:6:32:32:30:31.5:16; in interior view $a':b':c'$ as 23:25:26.5. BS = 0.52, TR = 3.2, EU = 0.8 (figs. A, B).

Abdomen. — Abdominal legs II-III uni-segmented with a long sub-apical seta and a very short apical one (figs. G, H). Comb VIII with 10 sharp teeth (Fig. I).



Figs. A-J.

Gracilentulus neotropicus holotype ♀:

A. Foretarsus in exterior view. — B. Foretarsus in interior view. — C. Labial palp. — D. Maxillary palp. — E. Pseudoculus. — F. Canal of maxillary gland. — G. The third abdominal leg. — H. The second abdominal leg. — I. Comb VIII. — J. Female squama genitalis.

Survey of chaetotaxy in TUXEN's system:

	I	II-III	IV-VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
terg.	$\frac{6}{12}$	$\frac{8}{14}$	$\frac{8}{14}$	$\frac{6}{16}$	$\frac{6}{15}$	14	12	6	9
stern.	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{3}{8}$	4	4	4	4	6

The outer genitalia. Squama genitalis ♀ with long pointed acrostyli and short basal apodemes (fig. J).

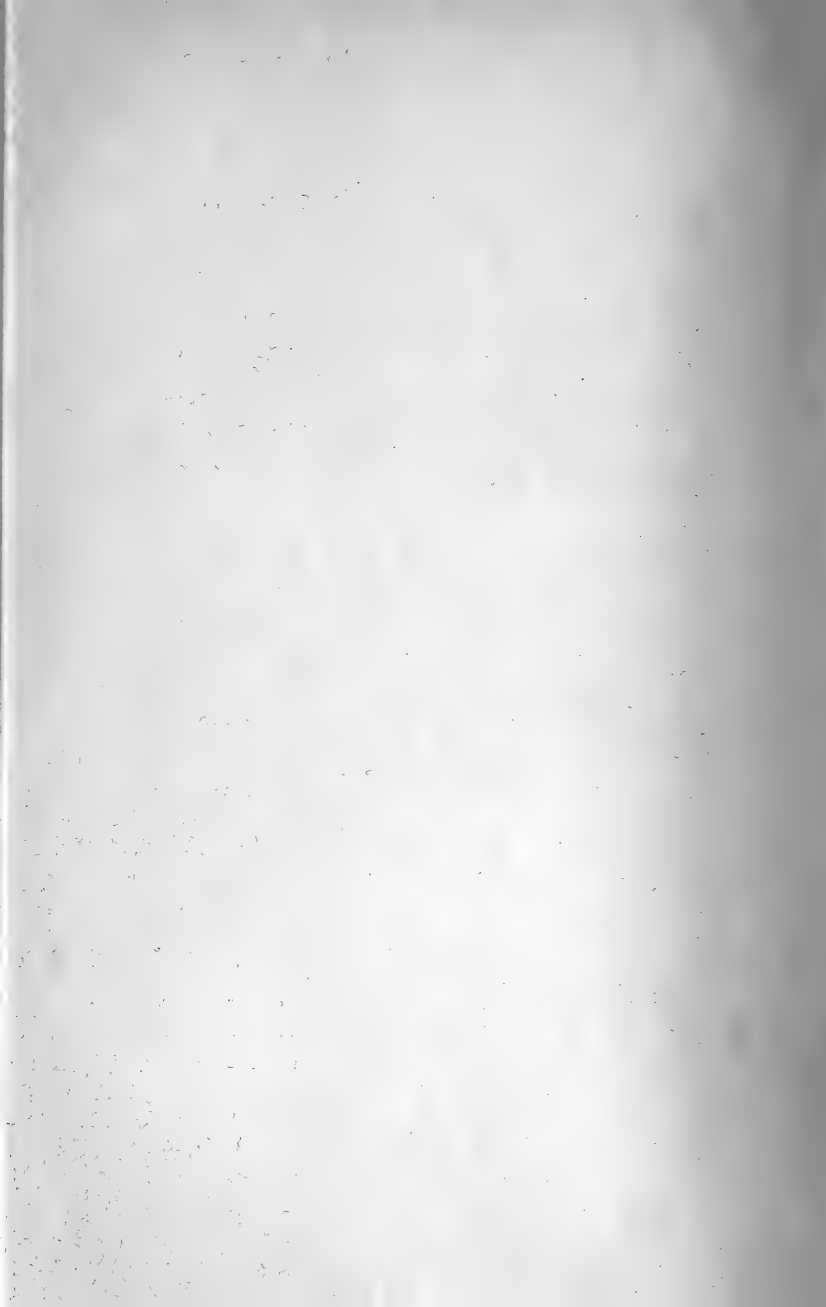
Affinity. The present species belongs to the group of Asiatic and African species characterized with one to three tube-widenings in canal of maxillary gland. It is closely related to *G. kenyanus* Cdé known from Africa but differs from it in the ratio of sensillae on interior side of foretarsus.

REFERENCES

- CONDÉ, B. 1948. Protoires de l'Afrique orientale britannique. *Proc. zool. Soc. Lond.* 118: 748-751.
- IMADATÉ, G. 1965. Proturans-fauna of Southeast Asia. *Nature Life S. E. Asia* 4: 195-302.
- TUXEN, S. L. 1964: The Protura. A revision of the species of the world with keys for determination. *Hermann, Paris*, 360 pp.

Adresse de l'auteur :

Institute of Virology
Slovak Academy of Sciences,
Mlynska dolina
Bratislava
Tchecoslovaquia.



Morphologie des poils de Chiroptères d'Europe occidentale par étude au microscope électronique à balayage

par

Yves TUPINIER

Avec 4 planches, 1 photo dans le texte et 1 tableau.

Depuis un siècle et demi, on sait que les Chiroptères portent des poils dont la morphologie leur est particulière. Les études portant sur la faune européenne étant assez dispersées dans le temps comme dans l'espace, nous avons repris ce thème en faisant appel à la technique récente dans ce domaine, de la microscopie électronique à balayage.

HISTORIQUE

L'histoire de l'étude de la structure microscopique des poils de Chiroptères remonte à la première moitié du XIX^e siècle quand BREWSTER en 1837 donne dans son *Treatise on the microscope*, la première description connue d'un poil de chauve-souris. Une note plus classique de J. QUEKETT, lue en 1841 devant la Microscopical Society à Londres, donne des résultats d'observations portant sur seize espèces. Un bon nombre des structures actuellement connues sont ainsi présentées. Les différences dans la répartition des écailles le long du poil sont mises en évidence. On regrettera que cette recherche, orientée sur les possibilités que le microscope peut offrir au naturaliste, ne fasse pas mention du nom des espèces examinées.

Au milieu du XIX^e siècle, F. KOLENATI, travaillant sur la faune européenne, donne en 1857 ses observations d'où il ressort qu'une variation apparaît d'une espèce à l'autre. De plus, la répartition des écailles le long de la tige du poil ainsi

que la morphologie générale de ce dernier sont clairement décrites. En outre dans cette même étude, l'hypothèse que cette « structure intéressante des poils de Chiroptères » joue un rôle important dans la régulation thermique est nettement avancée. Tous ces résultats seront du reste repris par M. EISENTRAUT dans *Die deutschen Fledermäuse*, en 1937. En 1859 dans sa Monographie, KOLENATI donne pour chacune des espèces européennes les caractères spécifiques se fondant essentiellement sur le nombre des écailles qu'il considère comme coronales.

COOKE publie en 1868 des résultats obtenus sur des espèces exotiques. Une longue introduction fait le point des travaux antérieurs d'où il ressort que les travaux donnant des résultats d'observations de poils sont en bon nombre et que pour la plupart ce sont des études de microscopie pure, les espèces ayant donné matière à ces observations n'ayant qu'un intérêt secondaire et très lointain. La publication de MARCHI, que nous reprendrons en détail plus loin, marque la seconde moitié du XIX^e siècle.

TOLDT, en 1907, fait figurer la structure du pelage, en reprenant les observations antérieures à ce sujet, dans les organes ou facteurs favorisant le vol. Un autre problème est soulevé en 1924 par COLE, celui de l'intérêt taxonomique offert par les différentes structures observées, tandis qu'à la même époque HAUSMAN précise une terminologie pour la description des écailles qui sera retenue par les auteurs modernes. Dans cette même décade, nous noterons une thèse soutenue par SPERLICH à Brno, sur les poils de *Myotis myotis*.

Les travaux plus récents, dont certains seront repris en détail dans les prochains paragraphes, portent sur une amélioration des connaissances des structures (HAUSMAN; NASON; BENEDICT). Parallèlement, les tentatives de mises sur pied de clés de détermination des poils se développent (MATHIAK; MAYER; BENEDICT). On note également des travaux sur la croissance du pelage pendant les toutes premières périodes de la vie des chauves-souris (KLIMA et GAISLER), ou la variation saisonnière (DWYER).

STRUCTURE GÉNÉRALE DES POILS DE CHIROPTÈRES

Depuis les travaux de KOLENATI, la structure en fuseau des poils est bien connue par les publications, entre autres, de MARCHI, NASON, BENEDICT.

A partir de la base du poil, on trouve après le bulbe, une partie très courte sans écailles, sur une longueur de dix à vingt fois le diamètre. Les écailles apparaissent ensuite, d'abord très espacées les unes des autres leur densité en nombre augmente peu à peu. Elles s'imbriquent de plus en plus les unes dans les autres tandis que le diamètre du poil croît, sa valeur maximale étant atteinte au niveau du second tiers. Le dernier quart voit le poil s'effiler progressivement tandis que la densité des écailles diminue.

Les poils des espèces européennes ne présentent pas de zone médullaire bien marquée. Le cortex, qui constitue la tige du poil, porte les écailles. Pour leur description j'ai repris la terminologie de HAUSMAN en l'adaptant à la langue française. Les écailles sont alors définies par les critères suivants:

a. forme générale: *coronale* si les écailles entourent complètement la tige du poil, *imbriquée* dans le cas contraire et souvent dans cette structure elles se chevauchent latéralement.

b. convergence avec trois possibilités: *aprimée* si le corps de l'écaille est parallèle à la tige du poil, *divergente* si un angle apparaît, en général de 10 à 20°, entre le corps de l'écaille et l'axe du poil à cet endroit, de plus l'écaille reste en contact avec le cortex, *divariquée*, enfin, si l'angle de divergence croît, il est supérieur à 25°. Dans cette structure, le bord libre et environ le tiers supérieur du corps de l'écaille sont indépendants du cortex.

c. symétrie qui se définit soit par l'angle formé par le bord libre de l'écaille et l'axe du poil — si cette valeur est proche de 90° l'écaille sera dite *symétrique*, sinon, la valeur de l'angle pouvant décroître jusqu'à 20°, elle sera dite alors *asymétrique* — soit par l'angle formé par l'axe du poil à cet endroit et l'axe principal. Dans ce cas l'asymétrie croît avec la valeur de l'angle.

d. dessin du bord libre. Ici les possibilités de variations sont plus grandes. J'ai retenu comme qualificatifs: *entier* pour un bord rectiligne sans accident, *sinué* si l'on observe des ondulations irrégulières pouvant être anguleuses, *émarginé* si le bord forme un angle rentrant bien marqué, *denticulé* si de petites dents régulières nombreuses, plus de quinze pour une demi-circonférence, sont présentes et *denté* si ce nombre est inférieur à dix, *festonné* pour une forme dentée où le bord, au lieu d'être constitué par une ligne brisée régulière, est formé par des demi-cercles en creux, enfin *érodé* pour traduire des bords libres très irréguliers visiblement altérés.

En général, c'est dans la zone moyenne, que KOLENATI appelait le « tiers caractéristique » que les écailles présentent leur structure dans toutes les variétés tandis que dans la partie de plus grand diamètre l'uniformité est plutôt la règle.

FONCTION DU PELAGE DES CHIROPTÈRES

Le rôle joué par ces structures a, dès les premières études, attiré l'attention des chercheurs. KOLENATI reconnaît un moyen de régulation thermique, TOLDT les relie au vol. RUDALL note que le contrôle de transfert d'eau est possible. Tout récemment D. J. HOWELL travaillant sur des Glossophaginae admet une adaptation au régime alimentaire. Pour ma part je suis assez enclin à penser qu'il s'agit d'une

adaptation connexe du vol. Ces structures offrent la possibilité d'assurer le maximum d'effet de régulation thermique ou de transfert d'eau pour un poids minimal de matière. Cependant aucune de ces hypothèses n'explique la forme en massue des poils.

DESCRIPTION DES POILS DES ESPÈCES EUROPÉENNES

Dans sa « *Monographie der europäischen Chiropteren* », F. A. KOLENATI donne pour chaque espèce citée une description des poils dont l'essentiel reste la longueur moyenne et surtout le nombre des écailles ainsi que leur répartition le long de la tige mais ne reprend pas les dessins publiés deux ans plus tôt, bien qu'ayant montré qu'il existait des différences de morphologie.

Avec P. MARCHI, en 1873, on aborde une étude portant sur des espèces réparties dans l'ordre entier. Parmi les Chiroptères européens figurent dix-neuf espèces. Pour chacune d'elles il y a une courte description des poils ainsi que leur diamètre. La forme en fuseau est reconnue. Pour six de ces espèces des dessins complètent le texte, illustrant la variété de structure le long d'un même poil et selon les espèces. Cette étude restera pendant près d'un siècle en honneur et sera reprise dans des ouvrages comme le *Traité de Zoologie*, dans le chapitre consacré aux Chiroptères, en 1955 ou dans le chapitre homologue de *Fauna d'Italia*, rédigé par B. LANZA et publié en 1959.

De 1873 à nos jours très peu d'études ont porté sur la faune européenne. MANBY, en 1933, publie un cliché relatif à *Miniopterus schreibersi*. En 1950, dans son ouvrage *Letucie mysi*, A. P. KUZJAKIN donne des dessins des poils de 6 espèces selon des travaux datant de 1947 dus à N. S. VOLSHINA qui, en 1951, à côté de quelques espèces exotiques décrit *Rhinolophus hipposideros* et *R. mehelyi*.

F. A. BENEDICT, en 1957, dans son ouvrage *Hair structure as a generic character in bats*, décrit les poils de sept espèces européennes dans le cadre de son étude par genre pour l'ensemble de l'ordre des Chiroptères.

En 1971, J. GAISLER, à l'occasion de ses travaux sur le développement du pelage en fonction de l'âge des Chauves-souris, donne une description pour quatre espèces.

VALEUR TAXINOMIQUE

Parallèlement à ces descriptions l'idée que cette morphologie particulière du pelage des Chauves-souris peut présenter une valeur taxinomique se développe. C'est ainsi que après HAUSMAN en 1924, COLE qui étudie des Chiroptères des Philippines émet l'hypothèse que la structure des poils peut présenter un intérêt dans ce dessein. Après avoir examiné une vingtaine d'espèces, il conclut en écrivant

Tableau récapitulatif des espèces européennes décrites

	KOLENATI 1857	MARCHI 1873	COLE 1924	SPERLICH 1927	MANBY 1933	VOLSHINA 1947/51	BENEDICT 1957	DWYER 1963	MAZAK 1963	GAISLER 1971
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	○	×					×			
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	○	○				○				×
<i>Rhinolophus blasii</i>	○	×								
<i>Rhinolophus euryale</i>										
<i>Rhinolophus mehelyi</i>						○				
<i>Tadarida teniotis</i>		○				○				
<i>Plecotus auritus</i>	○	×					×			
<i>Plecotus austriacus</i>										
<i>Miniopterus schreibersi</i>	○	○			○		×	×		×
<i>Barbastella barbastellus</i>	○	×								×
<i>Nyctalus lasiopterus</i>										
<i>Nyctalus noctula</i>	○	×								
<i>Nyctalus leisleri</i>										
<i>Myotis myotis</i>	○	×		○			×		×	
<i>Myotis oxygnathus</i>						○				
<i>Myotis dasycneme</i>	○	○				○				
<i>Myotis capaccini</i>						○				
<i>Myotis daubentoni</i>	○	×								
<i>Myotis mystacinus</i>	○	×				○	×			
<i>Myotis bechsteini</i>		×								
<i>Myotis nattereri</i>	○	×								
<i>Myotis emarginatus</i>	○					○				×
<i>Vespertilio murinus</i>	○	×					×			
<i>Eptesicus nilssonii</i>	○									
<i>Eptesicus serotinus</i>	○	○								
<i>Pipistrellus savii</i>	○	×								
<i>Pipistrellus kuhli</i>	○	×								
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	○	○								
<i>Pipistrellus nathusii</i>	○		×				○			

× espèce décrite

○ espèce décrite et illustrée

que ce caractère n'apporte aucune aide pour distinguer deux espèces mais qu'il pourrait être intéressant au niveau du genre.

Par contre en 1938, MATHIAK publie des clés de détermination pour les poils des Mammifères du Michigan du Sud. Dix ans plus tard, NASON travaillant sur des espèces nord-américaines, décrit avec précision la variation de la structure pour un même poil qu'il divise lui aussi en quatre parties : la base, la zone moyenne, la zone de plus grand diamètre et l'extrémité en dégagant les caractères propres à chacune d'elles indépendamment de l'espèce et arrive aux mêmes conclusions que COLE sur la valeur taxinomique.

Avec VOLSHINA (1951) l'intérêt en faveur de la valeur pour la taxinomie revient et se développe avec W. V. MAYER qui publie en 1952 des clés de détermination pour l'ensemble des Mammifères de Californie retenant comme critère la longueur, le diamètre des poils, la répartition des pigments. BENEDICT ensuite, établit ses tables pour l'ensemble de l'ordre se fondant sur la forme des écailles, la présence ou l'absence de zone médullaire, les dimensions, et trouve des critères qui permettent de définir les familles avant les genres qui sont l'aboutissement des clés. D. R. PATIL et P. N. CHAUDHARI, en 1965, reconnaissent une certaine valeur taxonomique mais émettent des réserves pour une signification phylogénétique en examinant des espèces sud-asiatiques. La même année, W. B. MILES travaillant sur la faune américaine montre qu'il existe une différence marquée entre les familles des Vespertilionidae et des Molossidae, en tenant compte des variations selon les parties proximale, centrale et distale des poils.

MÉTHODE

Jusqu'à ce jour le microscope photonique a été le principal instrument pour l'étude de la structure des poils. Cet instrument est surtout utilisé dans des examens par transparence, ce qui permet l'étude de la zone centrale ainsi que de la répartition des pigments. Par contre, dans l'observation des écailles, celles-ci apparaissent là où le maximum de matière est rassemblé sur le trajet de la lumière, tandis que là où l'épaisseur est minimale le tracé des écailles devient difficile à observer et peut échapper à l'observateur. C'est ainsi que par exemple dans les travaux anciens le poil de *Tadarida teniotis* présente des écailles en aiguilles latérales. Pour pallier cet inconvénient, certains auteurs comme MANBY, dès 1933, puis BENEDICT ont proposé pour les poils de Chiroptères une méthode d'observation indirecte consistant à substituer au poil sa propre empreinte. Toutefois ces méthodes délicates à mettre en œuvre n'ont pas eu de grands développements.

Pour notre étude, nous avons fait appel à la microscopie électronique à balayage, technique d'observation des surfaces qui offre l'avantage sur la microscopie photonique, de proposer une profondeur de champ 300 fois plus grande, qualité qui autorise une meilleure connaissance du relief et l'obtention de clichés photographiques de meilleure qualité. L'appareillage utilisé est du Type Stéréoscan de Cambridge E.I.L.

Pour permettre des comparaisons entre espèces, les prélèvements ont été effectués sur le dos de l'animal adulte au niveau des premières vertèbres dorsales, bien que la variation sur un même animal ne soit pas significative. De plus, pour toutes les espèces examinées les échantillons sont conservés en alcool. L'observation à l'aide du microscope électronique se faisant sous vide, après métallisation, nous avons craint que la deshydratation que cette contrainte impose, modifie

la forme des écailles. Un contrôle avec un microscope photonique ne mit pas en évidence d'altérations significatives.

Les espèces examinées sont celles qui sont citées par MILLER à l'exception de *Eptesicus sodalis*. Par contre *Plecotus austriacus* (Fischer, 1827), non reconnue comme espèce valide en 1912 et réhabilitée depuis, a été ajoutée à la liste.

Une bonne partie des chauves-souris étudiées appartient aux collections du Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Genre *Rhinolophus*

R. ferrumequinum (Schreber, 1774)

La Jaudonnière (Vendée) 29 sept. 1968; collection Y. T. 81

La Balme les Grottes (Isère), 18 oct. 1968; collection Y. T. 85

R. hipposideros (Bechstein, 1800)

Arbigneu (Ain), 3 juillet 1966; collection Y. T. 53

R. blasii Peters, 1866

Tlemcem (Algérie); collection V. Aellen 626

R. euryale Blasius, 1853

La Balme les Grottes (Isère), fév. 1971; collection Y. T. 139

R. mehelyi Matschie, 1901

Obregon (Santander, Espagne), juillet 1964; collection Y. T. 19

L'examen des poils des espèces du genre *Rhinolophus* montre que les différentes espèces offrent une structure des écailles très voisine. On notera toutefois que le diamètre maximal peut atteindre $15\ \mu\text{m}$ pour *R. ferrumequinum* alors qu'il n'est que de $7\text{-}10\ \mu\text{m}$ pour les autres espèces.

Les écailles sont du type imbriqué, quelle que soit la partie du poil observée. Dans les mêmes conditions le caractère apimé et asymétrique se maintient. A partir de l'origine du poil on rencontre tout d'abord de grandes écailles dont la longueur peut atteindre plus de deux fois le diamètre du poil. Leur asymétrie est très marquée donnant à l'ensemble l'aspect d'une ligne brisée dont les segments sont de taille assez constante mais qui tendent à se raccourcir lorsque l'on s'approche de la zone moyenne, leur longueur tend alors vers une valeur égale au diamètre puis dans la zone de diamètre maximal le nombre d'écailles pour une longueur équivalente à la valeur du diamètre, croît au dessus de un. Vers l'extrémité, le diamètre décroît et la longueur relative des écailles croît jusqu'à dépasser la valeur du diamètre.

Le bord libre des écailles, toujours bien en contact avec la tige du poil, se présente comme peu régulier et légèrement sinué.

Genre **Tadarida**

T. teniotis (Rafinesque, 1814)

Villebois (Ain), 16 mars 1965; collection Y. T. 36

Écailles de type coronal sur toute la longueur du poil, très divariquées à l'origine, puisque le rapport du diamètre maximal sur le diamètre minimal atteint deux, et très isolées les unes des autres, leur hauteur est supérieure au diamètre maximal. Pour cette région du poil, un examen au microscope photonique laisse apparaître de petites pointes latérales, le bord des écailles transparentes ne laissant qu'à peine entrevoir la structure coronale. Les écailles se resserrent peu à peu jusqu'au deuxième tiers de la longueur du poil. On compte alors, en moyenne, trois écailles pour une longueur égale au diamètre. Près de l'extrémité, les écailles s'écartent à nouveau, leur hauteur égale alors le diamètre. Ce dernier varie assez peu le long du poil et présente une valeur moyenne de $15\ \mu\text{m}$.

Le bord libre des écailles est denté, très régulier de l'origine à la moitié de la longueur du poil, puis, on observe des formes plus érodées là où la densité des écailles est maximale. Enfin vers l'extrémité, la hauteur des dentelures augmente, jusqu'à environ deux fois la longueur de la base, tandis qu'à l'origine hauteur et largeur sont égales.

Genre **Myotis**

M. myotis (Borkhausen, 1797)

Obregon (Santander, Espagne), 11 sept. 1967; collection Y. T. 73

M. oxygnathus (Monticelli, 1885)

Crémieu (Isère), 23 juin 1969; collection Y. T. 103

M. dasycneme (Boie, 1825)

Soisson (Aisne), 7 nov. 1959; collection V. Aellen 2445

M. daubentoni (Leisler in Kuhl, 1819)

Détain (Côte d'Or), sept. 1954; collection Y. T. 7

M. capaccinii (Bonaparte, 1837)

Grotte du Queire (Ariège), août 1951; collection Muséum de Genève 968-2

M. mystacinus (Leisler in Kuhl, 1819)

Nuits-Saint-Georges (Côte d'Or), avril 1955; collection Y. T. 11

Saint-Pierre d'Entremont (Savoie), janvier 1971; collection Y. T. 155

M. bechsteini (Leisler in Kuhl, 1818)

Saint-Rambert en Bugey (Ain), 8 janv. 1966; collection Y. T. 39

Curtil-Vergy (Côte d'Or), 11 avril 1966; collection T. Y. 48

M. nattereri (Kuhl, 1818)

Claveisolles (Rhône), mars 1970; collection Y. T. 116

M. emarginatus (E. Geoffroy, 1806)

Détain (Côte d'Or), avril 1966; collection Y. T. 51

Les neuf espèces du genre *Myotis* qui ont été examinées présentent une morphologie très voisine. Si les écailles sont imbriquées et aprimées sur toute la longueur du poil, leur symétrie est très variable dans les mêmes conditions. C'est ainsi que près de la base, dans la région moyenne et l'extrémité, c'est le caractère asymétrique qui domine, tandis que dans la zone de plus grand diamètre, la symétrie tend à devenir la règle. Dans les parties proximales et distales, une symétrie peut apparaître sur quelques écailles qui se suivent. Près de l'origine les écailles sont longues, jusqu'à trois fois leur diamètre, l'asymétrie domine et l'on retrouve sur quelques segments un aspect de ligne brisée. On remarque toutefois, des écailles imbriquées symétriques qui peuvent présenter un aspect divariqué très marqué. Dans la zone moyenne, les écailles perdent peu à peu leur caractère divergent et deviennent de plus en plus imbriquées. On observe des zones où les bords libres sont parallèles. Dans la partie de plus grand diamètre — 16 μ m contre 13 dans la zone moyenne et 6 à la base pour un même poil —, les écailles augmentent en densité le long de la tige, leur hauteur peut descendre en dessous du diamètre. Près de l'extrémité l'aspect déjà vu dans la zone moyenne se retrouve.

Le bord libre des écailles est en général entier à la base et dans la partie moyenne et devient sinué ou émarginé dans la zone de plus grand diamètre.

Genre **Barbastella**

B. barbastellus (Schreber, 1774)

Claveisolles (Rhône), déc. 1968; collection Y. T. 88

Les poils ne présentent que des écailles imbriquées en toutes zones, en général très asymétriques sauf dans la partie de plus grand diamètre. Celles de la base, bien que relativement longues, ne dépassent guère deux fois leur diamètre minimal et cela, tout près de l'origine (10 à 15 écailles). La densité augmente rapidement le caractère asymétrique s'estompant légèrement. Dans la zone moyenne on note des parties où les écailles imbriquées ont leur bord libre parallèle faisant un angle de 40-45° avec l'axe du poil. La zone de plus grand diamètre voit la densité augmenter. On compte alors deux à trois écailles pour une longueur égale au diamètre. Le poil prend un aspect général cylindrique et compact qui se maintient jusqu'à l'extrémité. Les bords libres entiers ne sont sinués que dans la zone de plus grand diamètre et à l'extrémité.

Genre *Plecotus*

P. auritus (Linné, 1758)

Claveisolles (Rhône), déc. 1968; collection Y. T. 91

Claveisolles (Rhône), déc. 1969; collection Y. T. 112

P. austriacus (Fischer, 1827)

Crémieux (Isère), jan. 1966; collection Y. T. 41

Lantigné (Rhône), déc. 1970; collection Y. T. 146

La structure présentée par ces deux espèces apparaît comme très voisine. Les écailles sont imbriquées. Toutefois, on note que leur caractère asymétrique, qui reste la règle générale, peut s'atténuer dans la moitié proximale jusqu'à présenter un aspect coronal qui peut persister sur quelques écailles voisines. Ce détail est plus fréquent chez *P. austriacus*. A la base du poil, les écailles sont de grande taille puisque leur longueur peut atteindre trois fois leur diamètre qui se situe vers $4\ \mu\text{m}$ dans les parties les plus frêles. L'asymétrie des écailles, bien que très marquée, ne donne pas l'aspect d'une ligne brisée. Dans la partie moyenne le diamètre varie de 7 à $14\ \mu\text{m}$. Les écailles sont alors très divariquées tout en restant en contact avec le cortex. C'est dans cette zone que les écailles d'aspect coronal se rencontrent. En suivant le poil, le caractère divariqué s'atténue et disparaît complètement dans la zone de diamètre maximal dont la valeur se situe vers $14\ \mu\text{m}$. Le poil est presque cylindrique. Les écailles très apimées ont une longueur égale à la moitié de la valeur du diamètre. Vers l'extrémité distale les écailles redeviennent relativement plus grandes alors que le diamètre décroît rapidement.

Le bord libre des écailles, toujours entier, assez régulier dans la première moitié, s'altère dans la zone de plus grand diamètre où il peut être sinué ou même émarginé.

Genres *Eptesicus* et *Vespertilio*

E. serotinus (Schreber, 1774)

Genève, sept. 1968; collection Muséum de Genève 3325

E. nilssonii (Keyserling et Blasius, 1839)

Jura bernois, février 1951; collection Muséum de Genève 390

V. murinus Linné, 1758

Col de Brétolet (Valais), sept. 1963; collection Muséum de Genève 2747

Ces deux genres très proches l'un de l'autre ne présentent pas de différences significatives. C'est ainsi que pour les trois espèces, nous avons près de l'origine des écailles longues, asymétriques, divergentes — le diamètre du poil varie de 4 à $7\ \mu\text{m}$ de la base au sommet des écailles. Celles-ci dans la partie moyenne

se rapprochent les unes des autres, leur hauteur est alors voisine du diamètre. La divergence s'atténue ainsi que l'asymétrie, ce qui donne un aspect coronal qui s'amplifie dans la zone de diamètre maximal ($10\ \mu\text{m}$). Près de l'extrémité, on retrouve l'aspect de la zone moyenne. Le bord libre, entier, devient rapidement émarginé. Dans la partie moyenne la profondeur de l'échancrure est maximale.

Genre *Nyctalus*

N. lasiopterus (Schreber, 1780)

Col de Cou (Valais), oct. 1962; collection Muséum de Genève 2683

N. noctula (Schreber, 1774)

Nyon (Vaud), oct. 1969; collection Muséum de Genève 3350

N. leisleri (Kuhl, 1818)

Col de Brétolet (Valais), août 1964; collection Muséum de Genève

A son origine, le poil des Noctules présente des écailles divergentes peu asymétriques. La divergence est bien marquée surtout chez *N. leisleri* (7 et $13\ \mu\text{m}$ pour les diamètres minimal et maximal). Dans la partie moyenne, les écailles imbriquées et aprimées peuvent, par leur disposition, présenter une symétrie qui leur donne un aspect coronal. Dans la zone de plus grand diamètre (12 à $13\ \mu\text{m}$), le caractère fusiforme est ici moins marqué. Cette structure des écailles persiste, avec toutefois une augmentation de la densité, le long de la tige. Leur hauteur ne descend que peu au dessous de la valeur du diamètre.

Dans les trois espèces, le bord libre est sinué et même émarginé.

Genre *Pipistrellus*

P. savii (Bonaparte, 1837)

Gênes (Italie), août 1969; collection Muséum de Genève 669

P. kuhli (Natterer in Kuhl, 1819)

Lyon, nov. 1952; collection Y. T. 3

Lyon, fév. 1956; collection Y. T. 10

Chalamont (Ain), déc. 1968; collection Y. T. 93

P. pipistrellus (Schreber, 1774)

Dombes (Ain), mars 1967; collection Y. T. 114

P. nathusii (Keyserling et Blasius, 1839)

Allamond (Ain), mars 1967; collection Y. T. 56

Ce genre est le seul de la faune européenne à présenter des variations significatives selon les espèces. Comme caractères communs, il faut noter que les écailles sont imbriquées et que souvent deux peuvent être associées dans une

structure coronale. Près de la base et dans la partie moyenne la divergence est très marquée puisque l'on peut relever chez *P. savii* 4 et 12 μ m comme valeur minimale et maximale du diamètre et, chez *P. kuhli* 5 et 13. Dans cette même zone, les écailles fortement divariquées ne sont en contact avec le cortex qu'à leur base.

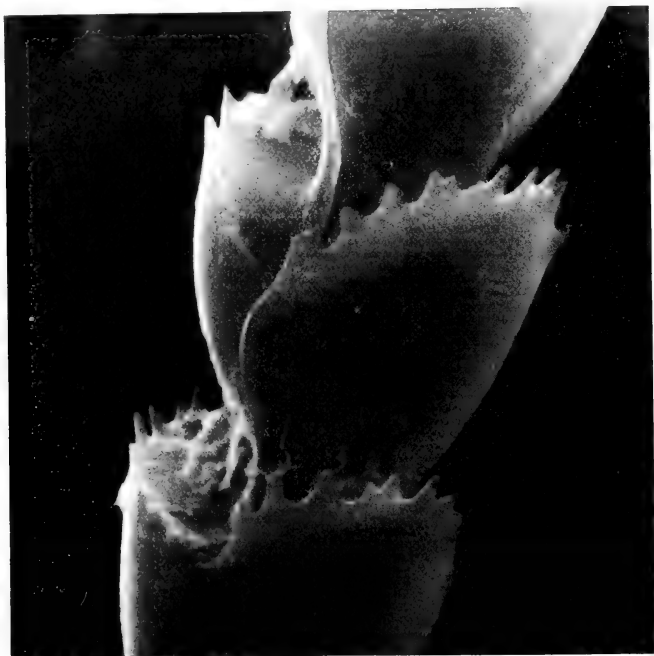


FIG. 48.

Poil de *Pipistrellus kuhli* dans la partie caractéristique, où les écailles associées prennent un aspect coronal (grossissement 5000).

Dans la zone dite de plus grand diamètre, les écailles deviennent plus nombreuses (deux pour une longueur de tige égale au diamètre), plus apimées. La forme générale du poil devient cylindrique. A l'extrémité les écailles se séparent et l'on retrouve les caractères de la zone moyenne.

Le bord libre des écailles présente également des variations spécifiques, surtout près de l'origine et dans la partie moyenne. C'est ainsi que chez *P. kuhli* on observe de fines dentelures qui alternent avec des courbes en creux, alors que

P. nathusii présente un bord libre en dents de scie. Les deux autres espèces ont une limite régulière. Par contre dans la zone de diamètre maximal et à l'extrémité du poil, on observe chez ces quatre espèces des écailles dont le bord est érodé et l'on peut reconnaître des structures qui peuvent ressembler aux dentelures telles que l'on peut les voir chez *P. nathusii* dans sa zone moyenne. L'état de fraîcheur permet seul de reconnaître cette dernière espèce. Ces détails n'apparaissent pas toujours dans un examen à l'aide d'un microscope photonique, car vus par transparence les bords libres ne sont visibles que latéralement. Cette technique laisse donc voir une structure coronale, les bords latéraux des écailles ne pouvant être mis en évidence.

Genre *Miniopterus*

M. schreibersi (Natterer in Kuhl, 1819)

Obregon (Santander, Espagne), juillet 1964; collection Y. T. 31

Crémieux (Isère), jan. 1966; collection Y. T. 43

Sur toute la longueur du poil, les écailles sont imbriquées, très asymétriques, surtout dans la moitié proximale et toujours apimées. A partir de la base, on observe une zone d'écailles très longues, donnant au poil l'aspect d'une ligne brisée dont les segments atteignent $15\ \mu\text{m}$ pour un diamètre de $3\ \mu\text{m}$. Dans la partie moyenne les segments deviennent plus courts, $10\ \mu\text{m}$, alors que le diamètre atteint $6\ \mu\text{m}$. Dans la zone de diamètre maximal, $8\ \mu\text{m}$, l'aspect général tend vers une structure cylindrique, les écailles ayant une longueur légèrement supérieure au diamètre. Vers l'extrémité distale les écailles apparaissent divergentes. Le bord libre entier et régulier, présente quelques fines dentelures à la base du poil.

CONCLUSIONS

Ces observations ont confirmé un certain nombre de points bien connus par les travaux antérieurs comme la forme en massue ou la répartition des écailles le long du poil. Il n'en a pas été de même dans la structure de ces dernières. C'est ainsi que dans beaucoup de cas les formes coronales au sens strict, c'est à dire qu'une seule écaille fasse le tour complet de la tige du poil, sont en fait des associations dont l'ensemble laisse croire que cette structure existe, les bords latéraux étant difficilement observables par les méthodes de microscopie photonique. Comme seuls exemples selon cette définition nous n'aurons plus que *Tadarida teniotis* et *Pipistrellus nathusii*. Dans tous les autres cas nous sommes en présence du type imbriqué.

Ces travaux ont montré que seule la zone moyenne, la « partie caractéristique » de KOLENATI, présente une variété de structure alors que dans la région de dia-

mètre maximal les formes rencontrées sont loin d'être propres aux Chiroptères. Si l'on se limite à cette région typique du poil, il ressort que certains types sont plus fréquents. C'est le cas de ceux qui présentent des écailles d'aspect coronal entières, apimées, au bord libre sinueux. Ils ont été vus chez un nombre élevé d'espèces: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Plecotus auritus*, *Miniopterus schreibersi*, *Myotis myotis*, *M. oxygnathus*, *M. bechsteini*, *Eptesicus serotinus*, *E. nilssoni*... C'est également le cas de ceux dont les écailles sont entières, divergentes, irrégulièrement asymétriques que nous avons notées chez *Rhinolophus hipposideros*, *R. mehelyi*, *Plecotus austriacus*, *Miniopterus schreibersi*, *Myotis myotis*, *M. oxygnathus*, *M. dasycneme*, *M. daubentoni*, *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *M. emarginatus*... Par contre, on trouve des poils caractéristiques seulement de deux espèces: *Tadarida teniotis* et *Pipistrellus nathusii* dont le bord libre, serratiforme, d'écailles divergentes ou divariquées, est très typique. Le cas où le caractère spécifique est le plus marqué, est celui de *Pipistrellus kuhli*, seule espèce dont les écailles sont festonnées en creux.

Nous avons porté une attention particulière sur le cas d'espèces dont la morphologie est très semblable, comme *Myotis myotis* et *M. oxygnathus* ou *Plecotus auritus* et *P. austriacus*. Les différences sont trop peu accusées pour être retenues comme critère spécifique. On ne retrouve pas, à propos de cette morphologie pileuse, de différences aussi nettes que par exemple, dans l'examen des baculums.

Quant à l'intérêt pour la taxinomie, nous retiendrons que seules quelques espèces peuvent être reconnues par leurs poils, et que dans la majorité des cas ici présents la variabilité des formes est telle qu'il est hasardeux de vouloir retenir des critères de détermination.

RÉSUMÉ

Ces observations, utilisant les techniques de la microscopie électronique à balayage, ont confirmé les descriptions antérieures sur la structure générale des poils. Par contre, il a été montré que dans de nombreux cas connus d'écailles coronales, on est en présence d'écailles imbriquées associées. La valeur taxinomique n'est à retenir avec intérêt que pour quelques espèces bien définies (*Tadarida teniotis*, *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhli*, *P. pipistrellus*). En outre, des descriptions et illustrations originales sont données pour *Rhinolophus euryale*, *Plecotus austriacus*, *Nyctalus lasiopterus*, *N. leisleri*, *Myotis capaccini*.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Beobachtungen, die die Abtastungstechnik im Elektronmikroskop gebrauchten, haben die bisherigen Beschreibungen über den Aufbau der Haare bestätigt. Dagegen hat man gezeigt dass in vielen bekannten Fällen von kranz-

artigen Schuppen, es sich um dachziegelförmigen assoziierte Schuppen handelt. Der taxonomische Wert ist nur für einige ganz bestimmte Arten von Interesse (*Tadarida teniotis*, *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhli*, *P. pipistrellus*). Originalbeschreibungen und Illustrationen sind ausserdem für *Rhinolophus euryale*, *Plecotus austriacus*, *Nyctalus lasiopterus*, *N. leisleri* und *Myotis capaccini* angegeben.

SUMMARY

These observations, made using the techniques of scanning electron microscopy have substantiated previous descriptions of the general structure of the hair. On the other hand, it has been demonstrated that in many known instances of coronal scales these are imbricate scales in association. The value to taxonomy is of interest only for certain well-defined species (*Tadarida teniotis*, *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhli*, *P. pipistrellus*). In addition, original descriptions and illustrations are provided for *Rhinolophus euryale*, *Plecotus austriacus*, *Nyctalus lasiopterus*, *N. leisleri*, *Myotis capaccini*.

BIBLIOGRAPHIE

- BENEDICT, F. A. 1957. Hair structure as a generic character in bats. *University of California Press, Berkeley and Los Angeles*.
- BIEBER, H. und U. SCHMIDT. 1971. Untersuchungen zur Haarfärbung bei Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus murinus* Wagner). *Z. Säugetierk.* 36: 280-283.
- CARTER, B. C. and T. G. DILWORTH. 1971. A simple technique for revealing the surface pattern of hair. *Am. Midl. Nat.* 85 (1): 260-262.
- COLE, H. I. 1924. Taxonomic value of hair in Chiroptera. *Philipp. J. Sci.* 24: 117-120.
- COOKE, M. C. 1868. On the hairs of Indian bats. *J. Queckett microsc. Club* 1: 33-45 et 55-63.
- DANFORTH, C. H. 1925. Hair in its relation to questions of homology and phylogeny. *Am. J. Anat.* 36 (1): 47-68.
- DWYER, P. D. 1963. Seasonal changes in pelage of *Miniopterus schreibersi blepotis* (Chiroptera) in North-Eastern New South Wales. *Aust. J. Zool.* 11: 290-300.
- EISENTRAUT, M. 1937. Die deutschen Fledermäuse. Schöps, Leipzig.
- FORSTER, A. 1926-27. Contribution à l'étude du peucier chez les Cheiroptères, son adaptation au vol. *Archs Anat. Hist. Embryol.* 6: 347-359.
- GAISLER, J. 1971. Vergleichende Studie über das Haarkleid der Fledertiere (Chiroptera). *Prirodov. Pr. Cesk. Akad. Ved* 8: 1-44.
- GRASSÉ, P. P. 1955. In: *Traité de Zoologie*, tome XVII, fasc. 2, ordre des Chiroptères, pages 1729-1863. Ed. Masson, Paris.
- HAUSMAN, L. A. 1920. Structural characteristics of the hair of mammals. *Am. Nat.* 54 (635): 496-523.

- HAUSMAN, L. A. 1924. Further studies of the relationships of the structural characters of mammalian hair. *Am. Nat.* 58: 544-557.
- HAUSMAN, L. A. 1930. Recent studies of hair structure relationships. *Scient. Mon.*, N.Y. 30: 258-277.
- HAUSMAN, L. A. 1932. The cortical fusi of mammalian hair shafts. *Am. Nat.* 66: 461-470.
- HOWELL, D. J. 1972. Physiological adaptations of bat pollinators and their hosts. 3^e Congrès intern. de Recherches sur les Chauves-souris, Plitvice, Yougoslavie, septembre 1972, résumés, page 41.
- HOWELL, D. J. and N. HODGKINS. 1971. Indications of adaptive significance in bat hairs shown by Stereoscan photography. The Second Southwestern Symposium on Bat Research, nov. 1971, *University of New-Mexico*, U.S.A., résumés.
- KLIMA, M. and J. GAISLER, 1967. Study on growth juvenile pelage in bats. I. *Vespertilionidae*. II. *Rhinolophidae*, *Hipposideridae*. *Zool. Listy* 16: 111-124 et 343-354.
- KOLENATI, F. 1857. Beiträge zur Naturgeschichte der europäischen Chiroptern. *Allg. dt. naturh. Ztg. Dresden-Leipzig* 3: 1-50.
- KOLENATI, F. 1859. Monographie der europäischen Chiropteren. *Ib. Mähr.-Schles. Ges. Ackerb. Brünn*: 1-156.
- KUZJAKIN, A. P. 1950. Letucie mysi. *Sovetskaja Nauka, Moscou*.
- LANZA, B. 1959. In: Fauna d'Italia, Mammalia. Chitoptera. Ed. Calderini Bologna.
- MAHRLE, G., R. CHRISTENHUSZ und C. ORFANOS. 1969. Haar und Haarcuticula im Raster-Elektronenmikroskop. *Arch. klin. exp. Derm.* 295: 295-300.
- MANBY, J. 1933. Scale structure of the hair of the bat. *Nature, Lond.* 132: 244-245.
- MARCHI, P. 1873. Sulla morfologia dei peli nei Chiroterri. *Atti Soc. ital. Sci. nat.* 15 (5): 513-541.
- MATHIAK, H. A. 1938. A key to hairs of the mammals of Southern Michigan. *J. Wildl. Mgmt* 2 (4): 251-268.
- MAYER, W. V. 1952. The hairs of California mammals with keys to the dorsal guard hairs of California mammals. *Am. Midl. Nat.* 48 (2): 480-512.
- MAZAK, V. 1963. Hair growth in large mouse-eared bat, *Myotis myotis myotis* (Borkh. 1797) Mammalia, Chiroptera during its prenatal and early postnatal life. *Věst. čsl. Spol. zool.* 27 (3): 234-242.
- MILES, W. B. 1965. Studies of the cuticula structure of the hairs of Kansas bats. *Search, Univ. Kansas Publ.* 5: 48-50.
- MÜLLER, K. 1939. Über den Bau der koronalen Schüppchen der Säugetierhaares. *Zool. Anz.* 126 (5/6): 97-107.
- NASON, E. S. 1948. Morphology of hair of Eastern North American bats. *Am. Midl. Nat.* 39 (2): 345-361.
- PATIL, D. and P. N. CHAUDHARI. 1965. Note on the hair of some bats. *J. Bombay nat. Hist. Soc.* 62 (3): 539-542.
- QUEKETT, J. 1844. On the structure of bat's hair. *Trans. microsc. Soc. Lond.* 1: 58-62.
- RUDALL, K. M. 1941. The structure of the hair cuticle. *Proc. Leeds phil. lit. Soc.* 4 (1): 13-18.
- SPERLICH, F. 1927-28. Die Haare der Fledermaus: *Vespertilio murinus*. Diss. *Vet. Fak. Brno. (non vu)*.
- TOLDT, K. 1907. Über die Hautgebilde der Chiropteren. *Verh. zool. bot. Ges. Wien* 57: 83-91.

- TUPINIER, Y. 1972. Etude de la morphologie des poils des Chiroptères d'Europe occidentale au microscope électronique à balayage. 3^e *Congrès intern. de Recherches sur les Chauves-souris*, Plitvice, Yougoslavie, sept. 1972, résumés, page 35.
- VOLSHINA, N. G. 1951. Variations du pelage des Chiroptères (en russe). *Bull. Soc. Nat. Moscou, Biol.* 56: 21-30.
- WILLIAMS, C. S. 1938. Aids to the identification of mole and shrew hairs with general comments on hair structure and hair determination. *J. Wildl. Mgmt* 2 (4): 239-250.

Adresse de l'auteur

Laboratoire de Biologie souterraine
Département de Biologie animale et Zoologie
Université Claude Bernard Lyon I
43, Boulevard du 11 novembre 1918
F-69-Villeurbanne
France.

PLANCHE I

- la pointe des poils est orientée vers le haut.
 — grossissement 2000 (à plus ou moins 5% près).

1 —	<i>Rhinolophus euryale</i>	origine
2 —	»	partie moyenne
3 —	»	partie de diamètre maximal
4 —	»	extrémité
5 —	» <i>blasii</i>	partie moyenne
6 —	» <i>mehelyi</i>	partie moyenne
7 —	» <i>hipposideros</i>	partie moyenne
8 —	» <i>ferrumequinum</i>	partie de diamètre maximal
9 —	<i>Miniopterus schreibersi</i>	origine
10 —	»	partie moyenne
11 —	»	partie de diamètre maximal
12 —	»	extrémité

PLANCHE II

- la pointe des poils est orientée vers le haut.
 — grossissement 2000 (à plus ou moins 5% près).

13 —	<i>Myotis myotis</i>	partie de diamètre maximal
14 —	» <i>oxygnathus</i>	partie de diamètre maximal
15 —	» <i>dasycneme</i>	partie de diamètre maximal
16 —	» <i>capaccinii</i>	origine
17 —	» <i>nattereri</i>	partie moyenne
18 —	»	extrémité
19 —	» <i>bechsteini</i>	partie moyenne
20 —	»	partie de diamètre maximal
21 —	» <i>daubentoni</i>	partie de diamètre maximal
22 —	» <i>emarginatus</i>	partie de diamètre maximal
23 —	» <i>mystacinus</i>	origine
24 —	»	partie moyenne

PLANCHE III

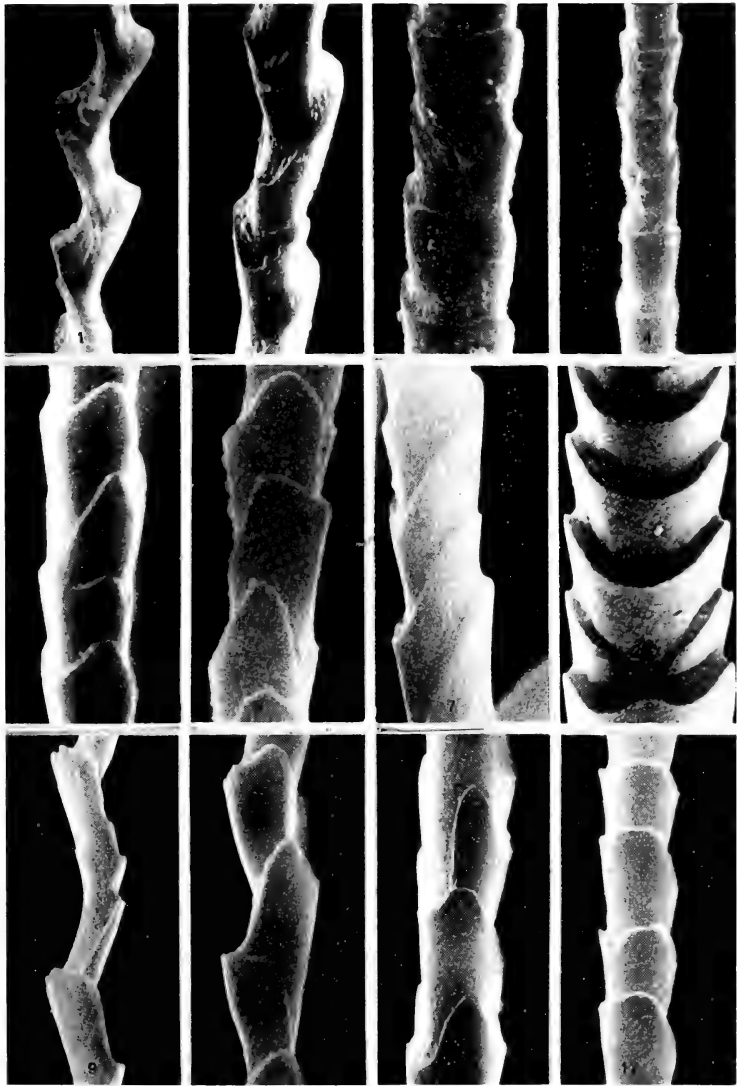
- la pointe des poils est orientée vers le haut.
 — grossissement 2000 (à plus ou moins 5% près).

25 —	<i>Plecotus auritus</i>	origine
26 —	» »	partie moyenne
27 —	» »	partie de diamètre maximal
28 —	» »	extrémité
29 —	» <i>austriacus</i>	origine
30 —	» »	origine
31 —	» »	partie moyenne
32 —	» »	partie de diamètre maximal
33 —	<i>Eptesicus serotinus</i>	partie moyenne
34 —	» <i>nilssoni</i>	partie moyenne
35 —	<i>Vespertilio murinus</i>	origine
36 —	» »	partie moyenne

PLANCHE IV

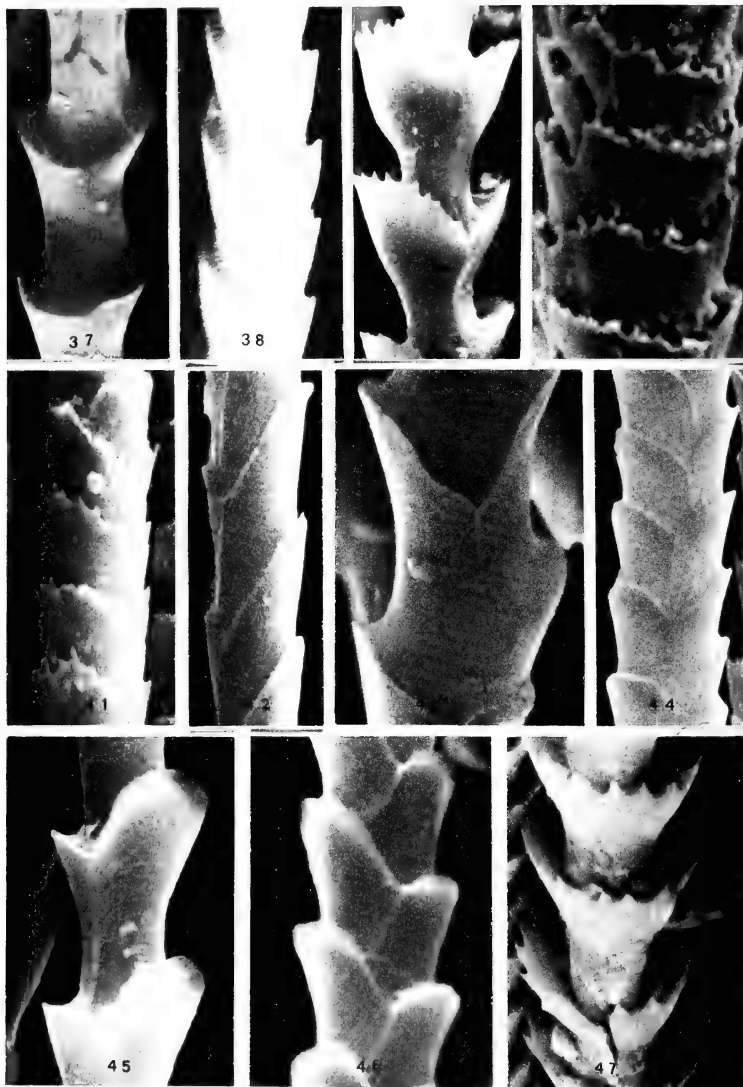
- la pointe des poils est orientée vers le haut.
 — grossissement 2000 (à plus ou moins 5% près).

37 —	<i>Pipistrellus savii</i>	origine
38 —	» <i>pipistrellus</i>	partie moyenne
39 —	» <i>kuhli</i>	partie moyenne
40 —	» »	partie de diamètre maximal
41 —	» <i>nathusii</i>	partie moyenne
42 —	<i>Barbastella barbastellus</i>	partie moyenne
43 —	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	partie moyenne
44 —	» <i>noctula</i>	partie moyenne
45 —	» <i>leisleri</i>	origine
46 —	» »	partie moyenne
47 —	<i>Tadarida teniotis</i>	partie moyenne









PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^{ie}, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GÛSIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 80 — FASCICULE 2

	Pages
MAEDER, Anne-Marie. Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte d'Ivoire. (Avec 23 figures et 2 tableaux)	267-322
ARNI, Peter. Vergleichende Untersuchungen an Schlüpfstadien von neun Pulmonaten-Arten (<i>Mollusca, Gastropoda</i>). (Mit 48 Textabbildungen und Tabellen)	323-402
THEROND, Jean. Contribution à la connaissance de la faunule de Ceylan (<i>Coleoptera-Histeridae</i>) (Deuxième note)	403-410
GILLOT, B., G. PAUTOU, R. IMMLER et E. MONCADA. Biotores suburbains à <i>Dermacentor reticulatus</i> (Fabricius, 1794) (<i>Ixodoidea</i>). (Avec 6 figures)	411-430
KUNZ, Yvette W. Changes in lactate dehydrogenase isozyme pattern during the development of <i>Xenopus laevis</i> (Daudin). (With 8 figures)	431-446
BRIEGEL, Hans. Zur Verbreitung der <i>Culicidae</i> (Diptera, Nematocera) in der Schweiz. (Mit 10 Textabbildungen und 1 Tabelle)	447-472
BAUD, François. Biologie et Cytologie de cinq espèces du genre <i>Lonchoptera</i> Meig. (Dipt.) dont l'une est parthénogénétique et les autres bissexuées, avec quelques remarques d'ordre taxonomique. (Avec 1 planche, 46 figures et 2 tables)	473-515
PUTZH, Volker. A new <i>Geodromicus</i> from Pakistan (Coleoptera, Staphylinidae). (With 3 text-figures)	517-519
ZBINDEN, K. Verhaltensstudien an <i>Serrasalmus nattereri</i> . (Mit 6 Textabbildungen und 2 Tafeln)	521-542
HEUSSER, H. und H. J. BLANKENHORN. Crowding — Experimente mit Kaulquappen aus homo- und heterotypischen Kreuzungen der Phänotypen <i>esculenta</i> , <i>lessonae</i> und <i>ridibunda</i> (<i>Rana esculenta</i> — Komplex, Anura, Amphibia). (Mit 6 Textabbildungen und 13 Tabellen)	543-569
PILLERI, G. Über Knochentumoren (Osteoma durum) bei <i>Pogonias cromis</i> Cuvier (Perciformes, Sciaenidae) von Los Cerros, Uruguay. (Mit 1 Tafel)	571-572
VILLIERS, André. Hémiptères Réduviides cavernicoles du Sud-Ouest africain. (Avec 1 figure dans le texte)	573-576
PUTZH, Volker. Zwei neue Synonyme in der Gattung <i>Epeorus</i> Eaton (Insecta, Ephemeroptera: <i>Heptageniidae</i>)	577-580
WAHIS, Raymond. Sur une espèce ancienne et mal connue du genre <i>Phauloclaavelia</i> Haupt: <i>Pompilus turgidus</i> Tournier 1890 (Hymenoptera: <i>Pompilidae</i>). (Avec 1 carte)	581-585
BIGNOLI, Paolo Marcello. Un nuovo <i>Altheus</i> dell' India meridionale (<i>Arachnida, Araneae, Ochyroceratidae</i>). (Con 5 figure ed una cartina nel testo)	587-593
PERRET, Jean-Luc. Contribution à l'étude des <i>Panaspis</i> (<i>Reptilia, Scincidae</i>) d'Afrique occidentale avec la description de deux espèces nouvelles. (Avec 7 figures et 6 planches)	595-630
NOSEK, Josef. <i>Gracilentulus neotropicus</i> a new species of Protura from Brazil. (With 10 figures)	631-633
TUPINIER, Yves. Morphologie des poils de Chiroptères d'Europe occidentale par étude au microscope électronique à balayage. (Avec 4 planches, 1 photo dans le texte et 1 tableau)	635-653

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

DÉCEMBRE 1973

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 80 — FASCICULE 3

Publication subventionnée par la Société helvétique des Sciences naturelles
et la Société suisse de Zoologie

Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

FRANÇOIS BAUD

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Comité de lecture

H. EPPENBERGER — Ecole polytechnique fédérale de Zurich

H. GLOOR — Université de Genève

H. A. GUÉNIN — Université de Lausanne

C. MERMOD — Université de Neuchâtel

A. SCHOLL — Université de Berne

J. SCHOWING — Université de Fribourg

W. STINGELIN — Université de Bâle

V. ZISWILER — Université de Zurich

Le Président de la Société suisse de Zoologie

Le Directeur du Muséum de Genève et de la Revue suisse de Zoologie

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.—

UNION POSTALE Fr. 230.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées
à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,
Muséum d'Histoire naturelle, Genève

COMMUNICATIONS

FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE A LAUSANNE-DORIGNY LES 7 ET 8 AVRIL 1973

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN
GESELLSCHAFT IN LAUSANNE-DORIGNY DEN 7. UND 8. APRIL 1973

Communications publiées plus tard ou ailleurs :

Werden später oder an anderem Orte mitgeteilt :

Binder, E. (Genève). Pariade et accouplement chez *Gymnariion*: usage de l'organe frontal (Moll. Gastropoda) (film).

Boelsterli, U. und **P. Tardent** (Zürich). Zur Oogenese von *Tubularia* (Athecata, Hydroida).

Brun, R. (Genève). Le comportement de l'appareil mitotique et du noyau de cellules de mammifères après transplantation nucléaire dans des œufs de *Xenopus*.

Hagenbüchle, O., G. Ryffel und **R. Weber** (Bern). Untersuchungen über die Amplifikation von r-RNA-Genen bei der induzierten Metamorphose von *Xenopus*-larven.

Hausser, J. et **D. Jammot** (Nyon et Dijon). Etude biométrique des mâchoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe occidentale (Mammalia, Insectivora).

Kistler, A. und **R. Weber** (Bern). Die Entwicklung mitochondrialer Enzymmuster in Leber und Schwanzmuskulatur von *Xenopus*.

Kurt, F. (Zürich). Raubtier-Beute-Verhältnis zwischen Leopard und Wasserbüffel im Yala Nationalpark (Ceylon).

von Ledebur, M. und **Ch. Petzelt** (Zürich und Heidelberg). Eine Ca^{2+} — stimulierte ATPase in der Frühentwicklung von parthenogenetisch aktivierten Seeigelleiern.

Mermod, C., A. Aeschlimann et **J.-F. Graf** (Neuchâtel). Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus*, Linné 1758, en Suisse (Acarina: Ixodoidea). Première note: Fluctuations numériques.

Salzmann-Wandeler, I. und **H. C. Salzmann** (Bern). Erste Erfahrungen bei Hasenzählungen mit Scheinwerfern.

H. J. Blankenhorn. — Zum Stand der Forschung über die Verbreitung der Grünfrösche im Kanton Zürich.¹
(Mit einer Tabelle und einer Abbildung.)

Zoologisches Institut der Universität Zürich,
Arbeitsgruppe für Ethologie und Wildforschung.

Die Suche nach den 3 europäischen Phänotypen der Grünfrösche begann, nachdem mit den Arbeiten BERGERS (1964, 1966, 1968, 1970) neue Ergebnisse zur Kreuzungsgenetik von *Rana ridibunda* Pallas, *Rana esculenta* Linnaeus und *Rana lessonae* Camerano bekannt geworden waren. So hatte sich herausgestellt, dass *R. esculenta*, der bekannteste und vielfach bearbeitete Grünfroschtyp, aus der Hybridisierung von *lessonae* und *ridibunda* hervorgeht und, inter se gekreuzt, in der Regel Nachkommen hervorbringt, die meistens noch vor der Metamorphose sterben. Wir führten 1971 diese Kreuzungen auch mit den bei uns vorkommenden Fröschen durch (BLANKENHORN et al. 1971) und konnten dabei die Ergebnisse BERGERS bestätigen.

Im Rahmen einer laufenden Promotionsarbeit (BLANKENHORN, in Vorbereitung) stellten wir fest, dass im Untersuchungsgebiet Gossau nur die Typen *lessonae* und *esculenta* vorkommen, nicht aber *ridibunda*. Weitere Informationen zur Verbreitung der 3 Grünfroschtypen im Kanton Zürich schienen deshalb dringend erwünscht.

MATERIAL UND METHODEN

Wir untersuchten einerseits anhand eines grossen quantitativen Datmaterials 10 Biotope im Zürcher Oberland (BLANKENHORN et al. 1973, im Druck), andererseits sehr heterogene, qualitative Daten aus 14 weiteren Biotopen. Wir beschränken uns hier auf die qualitativen Ergebnisse der beiden Untersuchungen.

Für die Kreuzungsanalyse und für eine ethologische Versuchsserie suchten wir 1971 ziemlich unsystematisch adulte Tiere aller 3 Phänotypen und konnten ihr Vorkommen im Kanton Zürich nachweisen. H. Heusser sowie K. Meisterhans (Kantonales Amt für Raumplanung) möchte ich an dieser Stelle für ihre Ratschläge und Hilfe bei dieser Arbeit herzlich danken. Weiteres Material kam durch Fangaktionen dazu, die K. Meisterhans zur Rettung bedrohter Amphibien-

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Kredit Nr. 3.256.69 (H. Heusser, Forch-Zürich).

Populationen organisierte. 1972 wurde anlässlich der quantitativen Arbeit im Zürcher Oberland (BLANKENHORN et al. 1973, im Druck) gezielt nach reinen *lessonae* — Populationen gesucht.

Alle gefangenen Tiere wurden ausgemessen und nach den BERGERSchen (1970) Kriterien bestimmt. Eine weitere Methode, die Klassierung der 3 Typen nach ihren deutlich verschiedenen Paarungsrufen, erwies sich besonders an Ufern mit ausgedehntem Schilfbestand oder Schwingrasen, wo das Fangen sehr schwierig war, als nützlich.

ERGEBNISSE

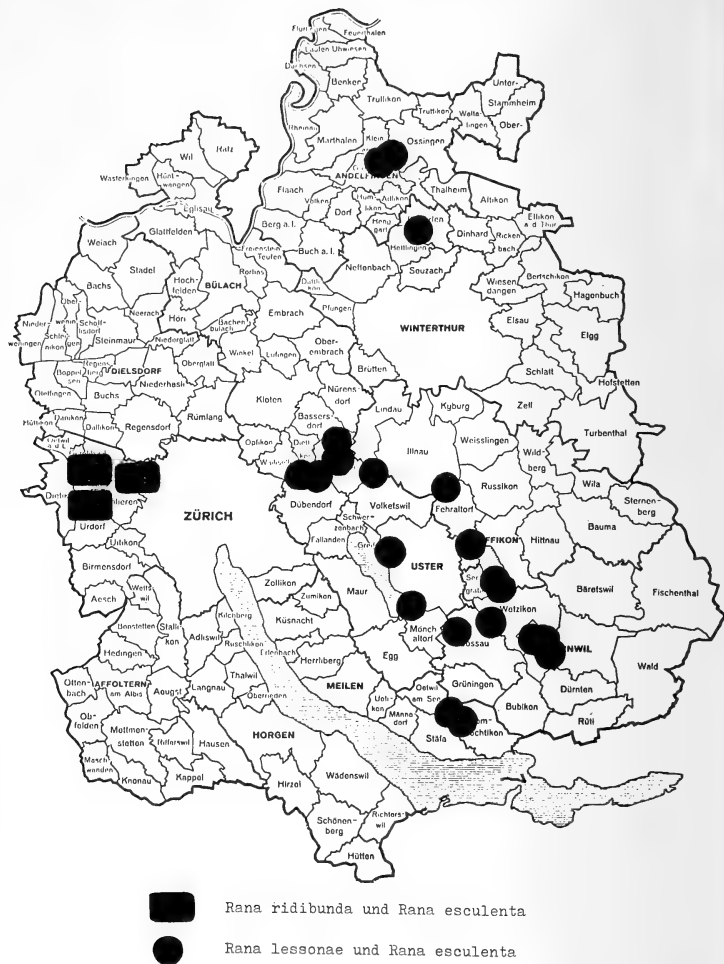
Da die Daten in ihrer Struktur unsystematisch und heterogen sind, beschränke ich mich darauf, in Tab. 1 die Ergebnisse in qualitativer Art darzustellen. Tab. 1 soll Auskunft geben, wo welche Tiere vorkommen; zudem wird das geschätzte Typen-Verhältnis in den Mischpopulationen angegeben. Die Ergebnisse der Feldstudie im Zürcher Oberland (BLANKENHORN et al. 1973, im Druck) sind der Vollständigkeit halber hier nochmals aufgeführt.

Aus den Ergebnissen aller dieser Arbeiten erstellten wir eine Verbreitungskarte der 3 Grünfroschtypen für den Teil des Kantons Zürich nördlich und östlich der Linie Zürichsee — Limmat (Abb. 1).

Aus Abb. 1 und Tab. 1 geht hervor, dass sich das Vorkommen von *ridibunda* auf das Limmattal mit Schwerpunkt Weiningen konzentriert. Die Tatsache, dass dort keine *lessonae-esculenta* — Mischpopulationen gefunden werden konnten, dürfte damit zusammenhängen, dass gerade in diesem Gebiet die Biotopzerstörung in den letzten Jahren ein erschreckendes Ausmass angenommen hat. Der ganze Raum Zürich — Winterthur — Andelfingen — Wetzikon — Hombrechtikon — Zürich enthält hingegen keine *ridibunda*, sondern nur *lessonae* und *esculenta*. Besonders auffällig ist die Tatsache, dass nur Mischpopulationen der letzten beiden Typen gefunden wurden, obwohl 1972 gezielt nach reinen *lessonae*-Populationen gesucht wurde. Im weiteren scheint das Gebiet im Limmattal durch die wachsende Agglomeration Zürich von den anderen Regionen isoliert zu werden, oder gar schon isoliert zu sein.

ZUSAMMENFASSUNG UND DISKUSSION

Die Verbreitung von *Rana ridibunda*, *Rana esculenta* und *Rana lessonae* im Kanton Zürich wurde in 24 Biotopen untersucht und anhand der Ergebnisse eine Verbreitungskarte erstellt. In 3 Biotopen konnte nur der Typ *ridibunda* nachgewiesen werden; alle anderen Gewässer enthielten *lessonae-esculenta* — Mischpopulationen. Wichtig scheint mir vor allem die Tatsache, dass *lessonae-esculenta*



Verzeichnis der untersuchten Biotope

L. A. = Feststellen der vertretenen Typen aufgrund der Lautaktivität

Region	Ort	Koordinaten	Biotoptyp	Rana rid.	Rana esc.	Rana les.	Methode
Limmattal	Weinigen	674 400 / 251 700	Kiesgrube	+	+	—	1971 Fang 123 Tiere L. A.
	Urdorf	673 800 / 249 600	Kiesgrube	+	+	—	1971 Fang 46 Tiere L. A.
	Oberengstringen	676 600 / 251 700	Kiesgrube	+	+	—	1971 mündl. Mitt. K. Meisterhans
Zürich Winterthur	Wallisellen	688 400 / 251 650	Riedwiese	—	+	+	1971 Fang 22 Tiere L. A.
	Lochrütli	690 900 / 252 500	Kiesgrube	—	+	+	1971 Fang 17 Tiere L. A.
	Effretikon	693 550 / 253 750	Riedwiese	—	+	+	1971 Fang 39 Tiere L. A.
	Tagelswangen	693 500 / 254 200	Kleinsee	—	+	+	1971
Winterthur-Andelfingen	Dägerlen	695 600 / 268 750	Waldweiher	—	+	+	1972 Fang 131 Tiere L. A.
	Grossee	694 200 / 273 600	Kleinsee	—	+	+	1971 Fang 68 Tiere L. A.
	Locheisse	694 450 / 273 400	Kleinsee	—	+	+	1972 Fang 32 Tiere L. A.
	Greifensee	695 800 / 242 600	Seeufer	—	+	+	1972 L. A.
Zürcher Oberland	Greifensee	694 100 / 246 500	Gartenweiher	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Uetziaker Ried	698 500 / 235 050	Kleinsee	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Ghei	699 100 / 234 300	Stauweiher (temporär)	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Betzholz	703 950 / 239 230	Torfstich,	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Pfaffenholz	704 550 / 239 250	Riedwiese	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Ambitzgi	702 700 / 240 000	Torfstich, Waldweiher	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Robenhausen	701 300 / 243 650	Torfstich, Riedwiese	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Pfäffikersee	701 100 / 244 200	Riedwiese	—	+	+	1972 L. A.
	Weid	699 200 / 247 750	Seeufer	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Mesikon	698 300 / 251 250	Riedwiese	—	+	+	1972 Fang L. A.
	Gossau	699 500 / 240 900	Kiesgrube	—	+	+	1970/71/72 Fang L. A.
	Kindhausen	694 350 / 251 250	Kiesgrube	—	+	+	1971 Fang 43 Tiere L. A.
	Seewadel	700 700 / 241 000	Torfstich, Riedwiese	—	+	+	1971 Fang 47 Tiere L. A.

— Mischpopulationen so häufig auftreten. Nach den zur Zeit allgemein gültigen Kriterien des biologischen Artbegriffs (MAYR 1963) würde es sich dabei um Populationen handeln, die aus einer Art (*Rana lessonae*) und einem Hybriden (*Rana esculenta*) zusammengesetzt sind. Die zweite Eltern-Art von *esculenta* (*Rana ridibunda*) ist in weiten Gebieten gar nicht vertreten.

Nun wissen wir allerdings aus den Kreuzungsexperimenten (BERGER 1970; BLANKENHORN et al. 1971), dass die Rückkreuzung von *esculenta* mit *lessonae* nur *esculenta*-Phänotypen hervorbringt. Damit wäre von dieser Seite eine mögliche Erklärung des Phänomens gefunden. Ungelöst bleibt die Frage nach den populationsgenetischen Mechanismen, die eine solches System erhalten. Fast alle Hybriden (mit Ausnahme der Fälle mit Intergradation) zeigen in der F 2 oder später deutliche genetische Schäden. Solche Schäden dürfen in unserem Fall nicht oder nur selten auftreten, denn sonst wäre es nach kurzer Zeit um dem Typ *esculenta* geschehen.

Ein kontinuierlicher Nachschub von *esculenta*-Phänotypen aus Paarungen von *lessonae* mit *ridibunda*, der das System stabilisieren könnte, kommt meines Erachtens aufgrund der disjunkten Verbreitung in Kanton Zürich nicht in Frage. Viel plausibler erscheint eine mögliche genetische Stabilisierung der Hybriden zu sein. Dazu gibt es einen Hinweis aus den Kreuzungsexperimenten. Die Letalität der zürcherischen *esculenta* x *esculenta* — Larven (BLANKENHORN et al. 1971) tritt gehäuft zwischen der 5. und 9. Larvalwoche auf, während sie bei polnischen Larven, wo alle 3 Typen sympatrisch vorkommen, von der Befruchtung bis zur Metamorphose streut (BERGER 1970); einzelne Durchbrenner erreichen dort sogar die Geschlechtsreife.

Im weiteren deutet die grosse Häufigkeit von *lessonae-esculenta* — Mischpopulationen und das Fehlen von reinen *lessonae* — Populationen auf einen möglichen selektiven Vorteil der Mischpopulationen gegenüber reinen Populationen hin.

Wir sind im Moment noch weit davon entfernt, auch nur Ansätze zu einem Ueberblick zu haben. Das ungewöhnliche Phänomen von Mischpopulationen aus Hybriden und nur einer Eltern-Art stellt uns vor neue und schwierige Fragen.

RÉSUMÉ

Lors d'une étude sur le comportement des grenouilles vertes, la répartition de *Rana ridibunda*, *Rana esculenta* et *Rana lessonae* a été étudiée dans une partie du Canton de Zurich (Suisse).

Tous les trois phénotypes ont été trouvés dans cette région, dans le Limmattal 3 populations avec *ridibunda*, dans la région à l'est de Zurich 19 populations mixtes *lessonae-esculenta*. Depuis les travaux de BERGER (1964, 1966, 1968, 1970)

et de nous-même (BLANKENHORN et al. 1971), nous savons qu'*esculenta* n'est autre que l'hybride entre *lessonae* et *ridibunda* et que le croisement *esculenta* \times *esculenta* ne donne que des larves létales entre la 5^e et la 9^e semaine larvale. L'occurrence de populations mixtes *lessonae-esculenta* dans toute une région sans la présence de *ridibunda* présente des problèmes intéressants au point de vue génétique. Bien qu'étant au plus au stade d'hypothèses nous croyons avoir trouvé avec cette population mixte un phénomène assez extraordinaire.

SUMMARY

In the course of a work on the behaviour of green frogs, the distribution of *Rana ridibunda*, *Rana esculenta* and *Rana lessonae* has been studied in a region around Zurich (Switzerland).

All three phenotypes could be found, *ridibunda* in the Limmattal (3 populations), and 19 mixed populations of *lessonae* and *esculenta* in the east of Zurich.

Since the works of BERGER (1964, 1966, 1968, 1970) and ourselves (BLANKENHORN et al. 1971) we know that *esculenta* is the hybrid between *lessonae* and *ridibunda* and that crossing between *esculenta* individuals give larvae which die already before metamorphosis.

The occurrence of mixed *lessonae-esculenta* populations in a big area without the presence of *ridibunda* raises various questions especially concerning population genetics. Nevertheless we believe to have found a new and stimulating topic of research.

LITERATUR

- BERGER, L. 1964. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? *Ann. Zool. Warszawa* 22: 45-61.
- BERGER, L. 1966. Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznan. *Ann. Zool. Warszawa* 23: 303-324.
- BERGER, L. 1968. Morphology of the F1 generation of various crosses within *Rana esculenta* complex. *Acta Zool. Cracov* 13: 301-324.
- BERGER, L. 1970. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development. *Ann. Zool. Warszawa* 27: 373-416.
- BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER und P. VOGEL, 1971. Drei Phänotypen von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta* — Komplex in der Schweiz. *Revue suisse Zool.* 78: 1242-1247.
- BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER und P. NOTTER, 1973. Zur Verbreitung von *Rana esculenta* Linnaeus und *Rana lessonae* Camerano im Zürcher Oberland. *Rev. suisse Zool.* 80: 000-000.
- ESCHER, K. 1972. Die Amphibien des Kantons Zürich. *Vierteljahresschr. Nat.forsch. Ges. Zürich* 117: 335-380.
- MAYR, E. 1963. Animal species and evolution. *Cambridge: Harvard Univ. Press.*

H. J. Blankenhorn, H. Heusser und P. Notter. — Zur Verbreitung von *Rana esculenta* Linnaeus und *Rana lessonae* Camerano im Zürcher Oberland.¹ (Mit 2 Tabellen.)

in Zusammenarbeit mit M. Borner, R. Frey, H. J. Hotz, M. Huber, R. Keller, K. Müller, A. Stolba und P. Vogel.
Zoologisches Institut der Universität Zürich,
Arbeitsgruppe für Ethologie und Wildforschung.

Nachdem die Arbeiten BERGERS (1964, 1966, 1968, 1970) völlig neue Gesichtspunkte zur Taxonomie der Grünfrösche hervorgebracht haben, erwies es sich als sinnvoll, die Frage nach der Verbreitung der drei Grünfroschtypen, *Rana esculenta*, *R. ridibunda* und *R. lessonae* im Rahmen einer Teamarbeit quantitativ zu untersuchen.

MATERIAL UND METHODEN

In einem etwa 100 km² grossen Gebiet im Zürcher Oberland wurden aufgrund der Bestandesaufnahme der Nässtandorte im Kanton Zürich (ESCHER 1972) 10 Standorte für eine intensive Bearbeitung ausgewählt (Tabl. 1). Es handelte sich dabei je um zwei Standorte in Kiesgruben-, Wald-, Riedwiesen-, See- und Kunstbiotopen. Damit glauben wir, eine, wenn auch grobe, so doch repräsentative Auswahl zu haben.

In erster Linie wurden an diesen Standorten an je drei Fangtagen (Ende April, Anfang Mai und Ende Mai 1972) insgesamt 2283 Frösche gefangen, gemessen, nach den morphologischen Kriterien BERGERS (1970) phänotypisch bestimmt, durch Zehenamputation markiert und wieder freigelassen. Der dritte Fangtag wurde nach Möglichkeit in den Höhepunkt der Fortpflanzungszeit gelegt, da zu dieser Zeit die grösste Zahl von Tieren am Laichplatz versammelt ist. Anschliessend an die drei Fangtage wurden jedem untersuchten Standort Laichproben entnommen und im Labor je 10 Larven pro Probe in 5 dl-Plasticbechern aufgezogen. Da alle Larven aus *esculenta* × *esculenta* — Paarungen zwischen der 5. und 9. Larvalwoche sterben (BLANKENHORN et al. 1971), lassen sich bei den Laichproben anhand der Proben ohne lebende Metamorphosen indirekt Schlüsse über das Verhältnis der sich im Weiher befindlichen geschlechtsreifen Phänotypen ziehen.

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Kredit Nr. 3.256.69 (H. Heusser, Forch-Zürich).

TABELLE 1
Übersicht über die untersuchten Standorte

Name	Koordinaten	Höhe üb. Meer	Wässerfläche	Wasser- tiefe	Art des Gewässers	Vegetationstyp
Betzholz	703 950 / 239 230	540 m	30 × 30 m	2—3 m	permanent	Flachmoor, im Wasser <i>Lemna minor</i> und <i>L. tri-sulca</i>
Pfaffenholz	704 550 / 239 250	555 m	2 Weiher à 5 × 10 m	1/2—1 m	permanent	Zwischenmoor (Torfstich)
Ambitzgi — Ried	702 700 / 240 000	535 m	4 Weiher à ca. 10 × 20 m	1—2 m	permanent	Zwischenmoor mit Hochmooranflügen, im Wasser u.a. <i>Lemna minor</i> und <i>Potamogeton pusillum</i>
Ghei	699 100 / 234 300	540 m	30 × 50 m	1/2 m	temporär	Streifseggenried (<i>Carex elata</i>)
Uetziker Ried	698 500 / 235 050	550 m	4 Weiher à 20 × 30 m	3—4 m	permanent	Zwischenmoor (<i>Drosera rotundi-olia</i> u. <i>N. an-glica</i>)
Robenhausen	701 300 / 243 650	540 m	15 × 15 m	1—2 m	permanent	Zwischenmoor mit Hochmooranflügen
Weid	699 200 / 247 750	540 m	10 × 40 m	1/2 m	temporär	Hochstaudenreiche Gesellschaft mit <i>Calamagrostis Epigeios</i> , <i>Lythrum salicaria</i> , <i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Carex rostrata</i>
Gartenweiher Greifensee	694 100 / 246 500	450 m	4 × 6 m	bis 1 m	permanent	Künstl. bepflanzt m. Arten aus Hochstaudenrieden u.a.
Mesikon	698 300 / 251 250	545 m	40 × 60 m	3—5 m	permanent	Kiesgrube, Ruderalgesellschaften, z. T. mit Ackerunkräutern
Gossau	699 500 / 240 900	490 m	30 × 40 m	2—3 m	permanent	Kiesgrube, Ruderalgesellschaften, im Wasser <i>Potamogeton natans</i>

TABELLE 2

Zusammenstellung der Fangergebnisse, Laichproben und Lautaktivität

In Klammern: Anzahl Wiederfänge; les = *R. lessonae*; esc = *R. esculenta*; rid = *R. ridibunda*

Standort		les	esc	rid	Nach 68 Tagen noch lebende Laichproben in % (n)	Lautaktivität		
						les	esc	rid
Betzholz	1. Tag	35	—	—	87% (38)	+++	+	—
	2. Tag	54 (9)	2	—				
	3. Tag	89 (16)	9	—				
Pfaffenholz	1. Tag	17	2	—	77% (22)	+++	+	—
	2. Tag	52 (7)	9 (2)	—				
	3. Tag	42 (26)	7 (3)	—				
Ambitzgi	1. Tag	46	1	—	91% (58)	+++	+	—
	2. Tag	80 (8)	13	—				
	3. Tag	205 (33)	20 (1)	—				
Mesikon	1. Tag	—	74	—	18% (79)	+	+++	—
	2. Tag	4	244 (23)	—				
	3. Tag	9 (1)	343 (121)	—				
Ghei	1. Tag	15	7	—	keine Laichproben	++	++	—
	2. Tag	11	6 (2)	—				
	3. Tag	8 (3)	—	—				
Gartenweiher Greifensee	1. Tag	—	10	—	0% (9)	+	+++	—
	2. Tag	—	11 (7)	—				
	3. Tag	2	6 (6)	—				
Weid	1. Tag	81	12	—	keine Laichproben	+++	+	—
	2. Tag	97 (7)	21 (6)	—				
	3. Tag	443 (24)	19 (3)	—				
Robenhausen	1. Tag	16	1	—	85% (13)	++	+	—
	2. Tag	30 (8)	5 (1)	—				
	3. Tag	42 (16)	15 (3)	—				
Uetzikon	1. Tag	7	6	—	85% (40)	++	++	—
	2. Tag	14	8 (1)	—				
	3. Tag	19 (2)	14 (9)	—				
Gossau (Fang Blankenhorn 1970/71)		16	183	—	7% (27)	+	+++	—

Schliesslich diene uns die qualitative Unterscheidung der Paarungsrufe zu einer weiteren Bestimmung der an den einzelnen Standorten vorhandenen Phänotypen. Die Lautäusserungen von *ridibunda* sind unverkennbar, während die Unterscheidung von *lessonae* und *esculenta* nur nach einiger Übung gelingt.

ERGEBNISSE

An keinem der zehn Standorte konnte *R. ridibunda* gefangen werden. Auch aufgrund der Lautäusserungen konnte ein Vorkommen von *ridibunda* nicht festgestellt werden.

In allen zehn Gewässern fanden wir *R. esculenta* und *R. lessonae* sympatrisch. Das Verhältnis zwischen den beiden Typen schwankte stark. Es konnten Populationen mit einem Verhältnis *lessonae* : *esculenta* von einerseits 9 : 343 Tieren (Mesikon) und andererseits 443 : 19 Tieren (Weid) gefunden werden (Tab. 2). Es zeigte sich zudem, dass in Populationen mit grossem Anteil von *esculenta* deutlich mehr Larven vor der Metamorphose sterben als in Populationen mit vorwiegend Tieren vom Typ *lessonae*.

ZUSAMMENFASSUNG UND DISKUSSION

In einem 100 km² grossen Gebiet im Zürcher Oberland wurden an 10 Standorten in fünf Biototypen 2283 Grünfrösche gefangen und ihr Phänotyp bestimmt. Alle Populationen waren Mischpopulationen von *Rana esculenta* und *Rana lessonae*. Ein Vorkommen von *Rana ridibunda* konnte nicht nachgewiesen werden. Die Ergebnisse der Aufzucht von Laichproben bestätigen, dass in Biotopen mit vielen Tieren vom Typ *esculenta* deutlich mehr Larven vor der Metamorphose sterben als bei überwiegendem Anteil von *lessonae*-Tieren, da ja Larven aus der Paarung *esculenta* × *esculenta* zwischen der 5. und 9. Larvalwoche letal sind.

Die Analyse der Lautäusserungen ergab keine Hinweise auf das Vorkommen von *ridibunda*. Es muss angenommen werden, dass in diesem Gebiet nur *lessonae* und *esculenta* vorkommen.

RÉSUMÉ

Dans une région comprenant 100 km² de l'Oberland zuricois la répartition des trois types de genouilles vertes *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* et *Rana esculenta* a été analysée par l'application de trois méthodes différentes (Analyse morphologique, élevage de larves et analyse des sons).

Dans tous les 10 biotopes seules des populations du type mixte *lessonae-esculenta* ont été trouvées. La forme *ridibunda* ne semble pas se trouver dans cette région.

SUMMARY

The distribution of three phenotypes of European green frogs, *Rana ridibunda*, *Rana esculenta* and *Rana lessonae* has been studied in an area south-east of Zurich in 10 biotops applying three different methods (morphological analysis, elevation of larvae, analysis of the specific mating calls).

All 10 biotops were characterised by the occurrence of mixed populations of *lessonae* and *esculenta*. The phenotype of *ridibunda* was not found.

LITERATUR

- BERGER, L. 1964. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? *Ann. Zool. Warszawa* 22: 45-61.
- BERGER, L. 1966. Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznan. *Ann. Zool. Warszawa* 23: 303-324.
- BERGER, L. 1968. Morphology of the F 1 generation of various crosses within *Rana esculenta* complex. *Acta Zool. Cracov* 13: 301-324.
- BERGER, L. 1970. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development. *Ann. Zool. Warszawa* 27: 373-416.
- BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER und P. VOGEL, 1971. Drei Phänotypen von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta* — Komplex in der Schweiz. *Revue suisse Zool.* 78: 1242-1247.
- ESCHER, K. 1972. Die Amphibien des Kantons Zürich, Vierteljahresschr. *Nat.forsch. Ges. Zürich*, 117: 335-380.
-

K. Müller. — Ökologische Untersuchungen der Liegezonen beim Reh (*Capreolus capreolus*).¹
(Mit einer Abbildung und 2 Tabellen.)

Arbeitsgruppe für Ethologie und Wildforschung, Zoologisches Institut und Museum der Universität Zürich.

Das Reh verbringt einen grossen Teil seines 24-Studentages liegend mit Wiederkäuen und Ruhen (BUBENIK 1960). Im Schnee entstehen Liegespuren, weil Rehe entweder vor dem Abliegen den Schnee wegscharren, oder ihn beim Liegen eindrücken und abschmelzen. Die räumliche Verteilung dieser Liegeplätze (= Betten = Lager) liefert Angaben über die Ansprüche, die das Reh bezüglich Ruhen und Wiederkäuen an den Biotop stellt. Dies wurde in einem Gebiet von 1,7 km² Grösse im Jagdrevier Suhrental (Kanton Aargau) untersucht. Das Untersuchungsgebiet liegt 500-650 m über Meer und ist hügelig und abwechslungsreich mit Wald und intensiv bewirtschafteten Landwirtschaftszonen durchmischt. Die Bestandesdichte ist mit mehr als 50 Rehen pro km² hoch. Die Äsungsverhältnisse im Wald sind selbst in schneereichen Wintern so gut, dass Rehe maximal 100 m zurücklegen müssen, um genügend Äsung zu finden.

Neben regelmässigen Beobachtungsfahrten vom Dezember 1970 bis August 1971, bei welchen Datum, Uhrzeit, Aufenthaltsort, Aktivität, Individualdistanzen, Liegestellung, Beobachtungsdistanz, Schneehöhe und Witterungsbedingungen protokolliert wurden, lieferten verschiedene Spurenuntersuchungen Daten zur quantitativen Auswertung. Mit Hilfe eines 50 m-Koordinatennetzes wurden 686 Punkte regelmässig im Gebiet verteilt. Jeder Punkt war das Zentrum einer kreisförmigen Probestfläche von 100 m². In den 686 Probestflächen, die 4 % der untersuchten Fläche von 1,715 km² darstellen, wurden folgende Daten festgehalten: Anzahl der Liegeplätze, Pflanzenarten mit Bedeckungsgrad und Verbiss, Hangneigung, Tritts Spuren, Wechsel und Kothaufen. Das Höchstalter aller Spuren mit Ausnahme des Verbisses konnte anhand des Datums des letzten Schneefalles festgestellt werden. Zusätzlich wurden grössere Waldpartien, zum Teil mehrmals, systematisch nach Liegeplätzen abgesucht. Die Lage jedes Liegeplatzes und jeder Gruppe von Liegeplätzen wurde kartiert und skizziert. Exposition, Topographie und Vegetation wurden im Protokoll festgehalten. Die Wetterbedingungen konnten aus separat

¹ Diese Arbeit entstand unter der Leitung von Dr. F. Kurt und wurde vom Schweizerischen Nationalfonds (NF 3.282.69) und von der Jagdgesellschaft Suhrental (Präsident W. Franke) unterstützt.

erstellten Protokollen entnommen werden. Bekannte Liegeplatzhäufungen wurden öfters auf zeitliche Verschiebungen kontrolliert.

Die Auswertung lieferte folgende Resultate: Die Liegeplätze waren nicht regelmässig oder zufällig über das Gebiet verteilt. Sie waren an bestimmten, immer wieder aufgesuchten Stellen gehäuft. Deshalb definierte ich Häufungen von Liegeplätzen, die nicht weiter als 10 m auseinanderlagen, als Liegezonen. Als Mass für die Grösse der Liegezone galt die Anzahl der darin enthaltenen Liegeplätze. Diese Liegezonen waren ebenfalls nicht regelmässig oder zufällig über das Gebiet verteilt: Im Winter lagen Rehe im Versuchsgebiet nur im Wald. Auf den 469 bewaldeten Probeflächen fand ich 206 Liegeplätze, auf den 199 Probeflächen auf den Feldern keine. Dichter Unterwuchs wurde gemieden. Zwischen Februar und März verschoben sich die Rehe gegen den Waldrand um dort zu ruhen (Tab. 1). Im April lagen die ersten Rehe auf den Feldern. Rehe lagen im Untersuchungsgebiet auf flachen Hügelkuppen und auf Hangterrassen. Diese Terrassen waren manchmal so klein, dass nur ein Reh darauf abliegen konnte. Geneigter Untergrund wurde gemieden. Der äussere Teil der flachen Hügelkuppen, der 10 m breite Hügelkuppenrand, wurde dem Rest der Kuppen signifikant ($p < 0,001$) vorgezogen (Tab. 2). Strassen wurden bis zum Abstand von 10 m gemieden.

TABELLE 1

*Anzahl der Liegeplätze in 3 peripheren Liegezonen (näher als 50 m vom Waldrand entfernt) und in 3 zentralen Liegezonen (weiter als 100 m vom Waldrand entfernt).
(Vierfeldertest: $X^2 = 12,7$; $p < 0,001$)*

Zeit	3.—8. Februar	2.—9. März	Total
Periphere Zonen	13	39	52
Zentrale Zonen	13	5	18
Total	26	44	70

TABELLE 2

*Verteilung von Liegeplätzen auf bewaldeten Hügelkuppen und Hügelkuppenrändern
($X^2 = 318$; $p < 0,001$)*

Ort	Hügelkuppe	Hügelkuppenrand	Total
Kontrollierte Fläche in m ²	68 000	8 400	76 400
Anzahl Liegeplätze	30	65	95
Erwartete Anzahl Liegeplätze bei gleicher Dichte	84,5	10,5	95

In Strassennähe lagen Rehe oft hinter niedrigen Sichtdeckungen. Die Verteilung auf die verschiedenen Expositionen zeigte eine schwache Bevorzugung der Westhänge ($p < 0,05$).

Diese Befunde interpretiere ich folgendermassen: Die unregelmässige Verteilung der Liegezeiten spricht mehr für eine ortsabhängige als für eine sozial bedingte Raumorganisation im Winter. Die Liegezeiten werden vermutlich weniger

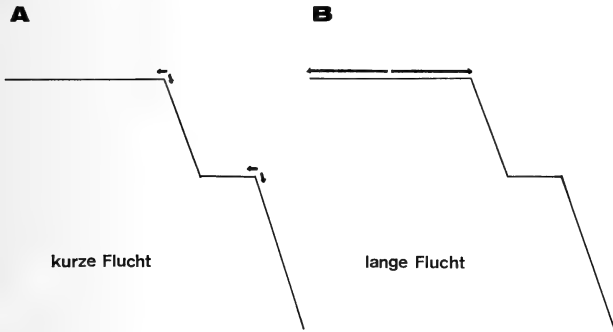


ABB. 1.

Schematisch dargestellte Verhältnisse der Feindvermeidung durch Rückzug aus dem Sichtbereich von Feinden an Hügelskuppenrändern und Terrassenrändern (A) und auf Hügelskuppen (B).

nach klimatischen Begebenheiten, sondern offenbar mehr nach Gesichtspunkten der optimalen Feindvermeidung gewählt. Die zum Liegen bevorzugten Hügelskuppenränder und Hangterrassen erlauben nämlich bestmögliches Erkennen der Feinde auf grosse Distanz und rasches Entziehen durch « Sich ducken » oder kurze Flucht (Abb. 1). Gegen Strassen wird der Liegeplatz oft so gewählt, dass Sichtkontakt sowie Sichtkontaktvermeidung durch Ducken oder Rückzug gegenüber potentiellen Feinden möglich ist. Aus diesen Fällen wird klar, dass der kurzen Flucht aus dem Sichtdistanzbereich und dem Sich ducken in der Feindvermeidung eine viel grössere Bedeutung zukommen als der raschen Flucht über grössere Strecken. Die Verschiebungen im Frühjahr gegen den Waldrand, nahe den frisch ergrünenden Wiesen, spricht für enge Beziehungen zwischen Äsungszonen und Liegezeiten.

ZUSAMMENFASSUNG

Mit Direktbeobachtungen und Spurenmethoden konnten Liegezeiten in einem 1,7 km² grossen Gebiet im aargauischen Mittelland, lokalisiert und

ökologisch untersucht werden. Im Winter lagen die Rehe des untersuchten Gebietes nur im Wald. Liegezonen fanden sich häufig an Stellen, wo horizontale Flächen in geneigte, abfallende Hänge übergehen. Sie waren mindestens 10 m vom Strassenrand entfernt. Westhänge wurden leicht bevorzugt. Die Liegezonen verschoben sich in Abhängigkeit saisonaler Äszonen. Liegezonen sind so gewählt, dass sie optimale Feindvermeidung durch kurze Flucht oder sich ducken erlauben.

SUMMARY

Resting sites of Roe deer were located and described by direct observations of animals and track analyses. During winter, Roe deer in the study area (1,7 km²) in the Swiss Midlands rest only in the forest. The resting sites are concentrated in areas where horizontal grounds meet slopes. They lie at least 10 m from roads. Slight preference of west exposed slopes was found. Resting sites are shifted according to location of seasonal feeding areas. The animals rest at places where they have optimal possibilities of retreat by crouching or short-distance flights.

RÉSUMÉ

Avec des observations directes et par des méthodes d'analyse des traces, les zones de repos ont pu être localisées et examinées du point de vue écologique. En hiver les chevreuils de la zone étudiée ne se reposaient que dans la forêt. Les zones de repos se trouvaient souvent là où des surfaces horizontales élevées commencent à s'incliner en pente, étant éloignées d'au moins 10 m du bord des routes. Les pentes ouest étaient légèrement préférées. Au printemps, les zones de repos se trouvaient plus près de l'orée. Elles semblent se localiser dans des endroits qui donnent une possibilité meilleure d'éviter des ennemis.

LITERATUR

- BUBENIK, A. B. 1960. Le rythme nycthémeral et le régime journalier des ongulés sauvages. *Mammalia* 1960, XXIV, 1, 1-59.
-

Ch. Buchli. — Konditionsuntersuchungen an Hirschen in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks.

(Mit 2 Abbildungen und einer Tabelle.)

Arbeitsgruppe für Ethologie und Wildforschung, Zoologisches Institut und Museum der Universität Zürich.¹

Seit mehr als 40 Jahre sind Hirsche im Schweizerischen Nationalpark und seiner Umgebung wieder heimisch. Im Gegensatz zu Gemse, Steinbock und Reh nahm der Hirschbestand seit 1918 in diesen Regionen rapide zu (R. SCHLOETH, 1972, Abb. 1) und umfasst heute einen ungewollt hohen Prozentsatz (61,74%) des gesamten Huftierbestandes. Vorallem aber machten grosse Hirschsterben im Winter, Übernutzungserscheinungen und beträchtliche Wildschäden eine Reduktion des Hirschbestandes notwendig. Reduktionsabschüsse sollen nicht nur durch selektive Eingriffe Krankheits- und Schwächesymptome bekämpfen, sondern könnten auch eine der mutmasslichen Ursachen geringer Körper- und Konditions-masse, nämlich die unnatürlich hohe Populationsdichte in kurzer Zeit ausschalten. Für die diesbezüglichen Untersuchungen sind folgende Fragen von besonderer Bedeutung: a) Welche Konditions- und Körpermasse weisen die Hirsche des Reduktionsabschusses 1972 auf? b) Sind Unterschiede in Körperbau und Kondition von Tieren aus verschiedenen Populationen gleicher Höhenlage festzustellen? c) Werden die Hirsche im Raume des Parkes nach den wiederholten Reduktionen bessere Konditions-masse bringen? Wenn ja: Welche Masse zeigen die Konditions-steigerung am deutlichsten? d) Können praktisch einfach zu erhaltende Masse, die mit dem Körperbau und mit der Kondition der Tiere korreliert sind, gefunden werden?

Im Folgenden werden kurz die Ausführung des Reduktionsabschusses und das Sammeln des Materials beschrieben. Zudem gehe ich auf die gefundenen Gewichtsverteilungen ein. P. Ratti, Jagdinspektor des Kantons Graubünden, leitete die Jagd, welche zwischen dem 14. Oktober und 4. November 1972 stattfand und wegen Schneefalls vom 22. bis 30. Oktober unterbrochen wurde. Am Reduk-tionsabschuss nahmen etwa 200 Jäger teil. Sie erlegten 229 Hirsche: 77 Kälber, 132 Kühe und 20 Stiere. Jagt wurde in Gruppen von 4-6 Jägern von der Morgen-dämmerung bis um Mittag. Abb. 2 gibt eine Zusammenfassung der Jagdstrecken in den beiden von R. SCHLOETH (1961) nachgewiesenen und zwei mutmasslichen

¹ Die Arbeit steht unter der Leitung von F. Kurt und wird vom Schweizer Nationalfonds (NF 3.282.69), dem Eidg. Oberforstinspektorat und dem Kanton Graubünden unterstützt.

Wintereinständen. Dank der Mithilfe von Wildhütern und Jägern konnten folgende Daten gesammelt werden: Körpermasse von 224 Tieren, Magen-Darmtrakte von 153 Tieren, Nieren mit Fett von 202 Tieren, weibl. Geschlechtsorgane

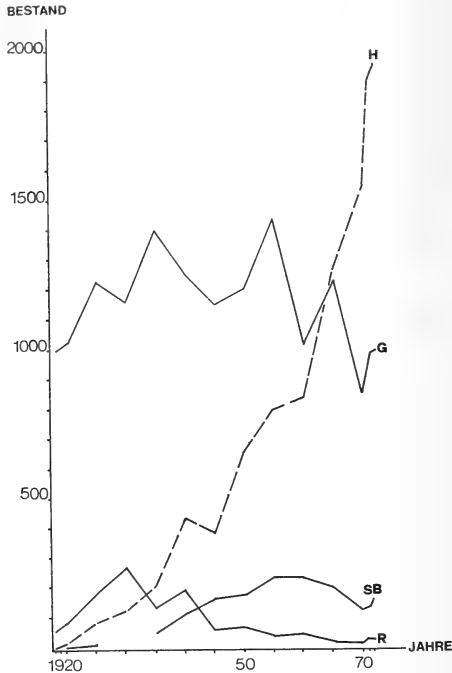


ABB. 1.

Geschätzte Entwicklung der Huftierpopulationen im Schweizerischen Nationalpark nach R. Schloeth (1972).

H: Hirsch; G: Gemse; SB: Steinbock; R: Reh.

von 132 Tieren, männliche Geschlechtsorgane von 36 Tieren, Lungenflügel von 196 Tieren, Blutproben von 139 Tieren, Unterkieferäste und Kanonenbeine je von 208 Tieren, Panseninhaltsproben von 152 Tieren und 1 Foetus. Die Durchschnittsgewichte der verschiedenen Geschlechts- und Altersklassen sind in Tab. 1 aufgeführt. Eine genauere Aufteilung der Altersklassen wird erst durch die Auswertung der Unterkiefer möglich.

TABELLE 1

*Zu den 132 geschossenen Hirschkühen kommen noch 5 Unfalldiere hinzu.
Zu den 64 nach dem Geschlecht getrennten Kälbern kommt eines hinzu,
bei welchem die Geschlechtsangabe fehlt.*

Klasse	n	x	s
Weibl. Kälber	31	33,87 kg	5,35
Männl. Kälber	33	34,77 kg	5,19
Total Kälber	65	34,41 kg	5,25
Weibl. Tiere	137	57,46 kg	9,45
Männl. T. 1 ¼ j.	15	55,43 kg	6,56
Männl. T. ad.	3	69,00 kg	22,06

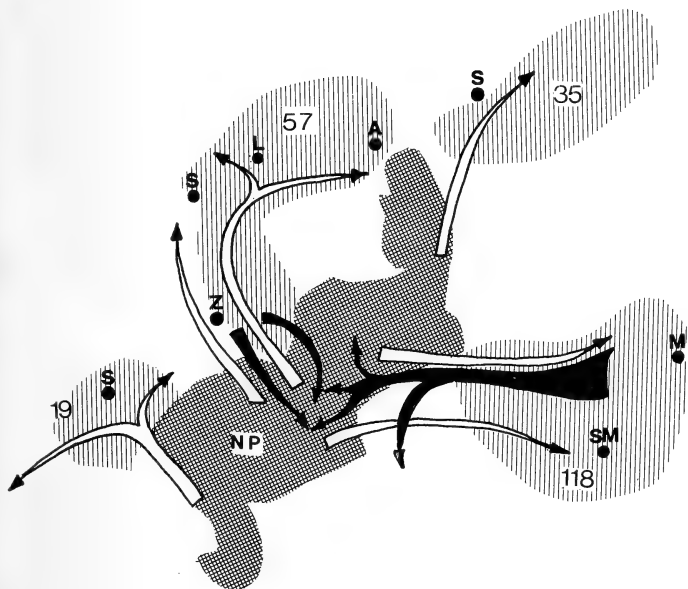


ABB. 2.

Verteilung der Jagdstrecken der Hirschreduktion 1972 im Unterengadin und Münstertal. Die schwarzen Pfeile bedeuten ermittelte Hirschwanderungen durch R. Schloeth, doppelt gezeichnete Pfeile deuten mögliche Herbstauswanderungsrouten der Hirsche aus dem Nationalpark an.

Ob die momentane Population des Rotwildes im Park und seiner Umgebung tatsächlich konditionell geschwächt ist, sollen morphologische Untersuchungen ergeben, bei welchen folgende Masse verglichen werden: Brustumfang, Halsumfang, Schulterhöhe, Körperlänge, Hinterfusslänge, Stangenlänge, Unterkieferlänge, Kanonenbeinlänge, Körpergewicht, Dicke des Subcutanfettes, Nierenfettindex und Anteil des Markfettes im Kanonenbein. Ebenfalls werden aus verschiedenen dichten Populationen Ovarien und Uteri gesammelt, um Pubertäteintritt und Fertilitätsrate zu bestimmen. Magen-, Darm- und Lungenmaterial werden durch P. Dollinger, Institut für Parasitologie der Universität Zürich qualitativ und quantitativ auf Endoparasiten geprüft. Die gesamte Wurmbürde einzelner Organe erlaubt Rückschlüsse auf die Kondition von Individuum und Population. Blutuntersuchungen, die im Hämatologischen Labor des Veterinärphysiologischen Institutes Zürich unter der Leitung von Prof. H. Spörri durchgeführt werden, liefern uns möglicherweise Konditionsindikatoren vorallem betreffend Harnstoffgehalt, Zellvolumen, Hämoglobengehalt. Sie werden auch am Blut von lebenden Tieren durchgeführt. Prof. A. Aeschlimann, Zool. Institut der Universität Neuenburg, hat sich bereit erklärt, Blutausschnitte auf Parasiten zu untersuchen. Herzgrößen und die Masse von Herzknochen werden durch G. Müller, Doktorand von Prof. K. H. Habermehl, Universität Giessen aufgenommen. Der Herzknochen kann möglicherweise als Altersmerkmal verwendet werden.

Den Resultaten der laufenden Untersuchungen kommt deshalb grosse Bedeutung zu, weil zur Zeit im Unterengadin und Münstertal ein Experiment durchgeführt werden muss, welches zu einem späteren Zeitpunkt in anderen von Huftierpopulationen übersetzten Lebensräumen als Modellfall gelten könnte, und weil wir glauben, dass die Resultate zur Objektivierung des Tatbestandes wesentlich beitragen werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Vorgehen beim selektiven Reduktionsabschuss 1972 im Raume des Schweizerischen Nationalparks wird beschrieben. Die gesammelten Daten werden aufgeführt. Als vorläufige Resultate liegen Gewichtsangaben vor. Die wissenschaftliche Auswertung des Materials wird skizziert.

RÉSUMÉ

Cette publication décrit la chasse de réduction des cerfs aux environs du Parc national suisse. Les mesures qui vont être prises, sont présentées. Les premiers résultats consistent en une évaluation des poids des cerfs tués. Le but scientifique est discuté.

SUMMARY

In addition to a short description of the reduction of the red-deer population in 1972 in the surroundings of the Swiss National Park the paper gives first results (weights) and some explanations about the scientific evaluation of the collected material.

LITERATUR

- SCHLOETH, R. 1961. Markierung und erste Beobachtungen von markiertem Rotwild im Schweizerischen Nationalpark und dessen Umgebung. *Ergebn. wiss. Untersuchungen Schweiz. Nationalparks* 7. (N.F.), Heft 5.
- SCHLOETH, R. 1972. Die Entwicklung des Schalenwildbestandes im Schweizerischen Nationalpark von 1918 bis 1971. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 9: 565-571.

Jean-Claude Praz et André Meylan. — Insectivores et Rongeurs de Basse-Engadine. (Note préliminaire.)

(Avec 2 tableaux dans le texte)¹

Institut d'Ecologie animale et de Zoologie, Université, 1005 Lausanne et Service de Zoologie des Vertébrés, Station fédérale de Recherches agronomiques, 1260 Nyon.

Depuis quelques années, des recherches écologiques ayant pour but de dresser l'inventaire des biocénoses de Basse-Engadine sont conduites dans cette vallée voisine du Parc national suisse à l'instigation de M. A. Nadig, Dr (BAER *et al.*, 1968). La faune des petits mammifères de cette région n'étant connue que par des données éparées (VON BURG, 1923, BAUMANN, 1949 et DOTTRENS, 1962), nous avons accepté de participer à cette étude régionale. Un tel travail nous paraît des plus utiles car la répartition de plusieurs espèces de micromammifères dans les Alpes étant complexe, ce n'est que par la juxtaposition des résultats d'inventaires locaux qu'il sera possible d'avoir un jour une vue d'ensemble de la faune de cet important massif montagneux. Actuellement pour le canton des Grisons, une

¹ Ce travail, bénéficiant du subside n° 3.622/71 du Fonds national suisse de la Recherche scientifique, sera publié dans les *Résultats des recherches scientifiques entreprises au Parc national suisse*, vol. 12.

seule étude détaillée de la répartition des micromammifères a été conduite par MÜLLER (1972) dans les environs de Coire. Toutes les autres données ne sont que les résultats de piégeages occasionnels.

Dans la région étudiée, qui s'étend du Scuol à la frontière autrichienne, plusieurs milieux ont été délimités comme zones de recherches, désignées par les lettres R et S, respectivement pour Ramosch et Strada (BAER *et al.*, 1968). Aussi, avons-nous effectué une première série de piégeages dans ces diverses zones. Mais l'étude de la faune des petits mammifères ne pouvant se limiter à ces petites surfaces ne dépassant souvent pas quelques centaines de m² et ne comprenant que des milieux du fond de la vallée, nous avons prospecté d'autres sites en Basse-Engadine et réalisé en particulier une coupe transversale et altitudinale au niveau de Ramosch entre le Piz Arina et les vallées latérales d'Assa et d'Uina. Les divers sites ont été étudiés d'août à octobre 1971 et en juillet 1972; ils se situent entre 1050 et 2500 m. d'altitude.

En nous inspirant des travaux réalisés dans les Alpes françaises (LE LOUARN, SPITZ et DASSONVILLE, 1970; DOUHERET, 1970), nous avons procédé principalement par des piégeages en lignes. Chacune d'elles, d'une longueur de 100 m., comptait 51 pièges disposés régulièrement chaque 2 m. Les trappes, tendues durant trois nuits consécutives, étaient relevées le matin et le soir. Pour chaque ligne, la physionomie végétale a été relevée. Trois types de pièges ont été utilisés: des trappes-cages et des pièges INRA appâtés avec lard, fromage et carotte et des clapettes posées sans appât. Chaque ligne ne comportait qu'un seul modèle de piège. Les trappes-cages ont été utilisées le plus souvent et dans les biotopes paraissant les plus favorables, tandis que les deux autres types n'ont été posés que pour obtenir des données complémentaires. Les clapettes ont été employées en outre dans les régions difficilement accessibles, en particulier en dessus de 2200 m. Notons enfin que quelques pièges, dont des trappes-pinces, ont également été placés en vue de capturer les espèces qui échappent au piégeage de surface classique.

Cette technique de piégeage permet non seulement d'établir l'inventaire des diverses espèces, mais de comparer les peuplements en micromammifères des différents milieux en fonction de l'altitude. Pour cette seconde partie de notre étude, seuls les résultats enregistrés dans des milieux homogènes, soit sur 34 des 56 lignes posées, ont été comparés.

La liste des espèces d'Insectivores et de Rongeurs, ainsi que les nombres d'individus capturés en 1971 et 1972, figurent dans le Tableau 1. Il faut relever que si plusieurs espèces sont notées pour la première fois en Basse-Engadine, trois au moins ont dû échapper à nos premières investigations. Ainsi *Muscardinus avellanarius* est signalé de la région de Vulpera-Tarasp par BAUMANN (1949). La présence de *Rattus rattus* est vraisemblable car des restes osseux de cette espèce ont été trouvés dans des pelotes de réjection de hibou grand-duc provenant des

environs de Sent et VON BURG (1923) la dit fréquente dans toutes les vallées de cette partie des Grisons. Enfin ce même auteur mentionne l'existence de *Mus musculus* en Basse-Engadine. Le fait de n'avoir pas capturé ces trois espèces n'a rien d'étonnant vu que le muscardin n'est qu'exceptionnellement piégé au niveau du sol et que les rats et souris occupent les agglomérations humaines où des piégeages systématiques n'ont pas encore été effectués. Il est également possible

Espèce	1971	1972	71+72
<i>Talpa europaea</i>	3	-	3
<i>Sorex minutus</i>	5	2	7
<i>Sorex araneus</i>	55	19	74
<i>Sorex alpinus</i>	1	-	1
<i>Neomys fodiens</i>	7	2	9
<i>Neomys anomalus</i>	-	2	2
<i>Eliomys quercinus</i>	59	10	69
<i>Dryomys nitedula</i>	1	-	1
<i>Glis glis</i>	1	-	1
<i>Apodemus flavicollis</i>	21	10	31
<i>Apodemus sylvaticus</i>	56	31	87
<i>Apodemus sp.</i>	1	6	7
<i>Rattus norvegicus</i>	3	-	3
<i>Clethrionomys glareolus</i>	157	34	191
<i>Pitymys subterraneus</i>	22	2	24
<i>Microtus nivalis</i>	4	-	4
<i>Microtus arvalis</i>	26	12	38
<i>Microtus agrestis</i>	9	5	14
Totaux	431	135	566

TABLEAU 1

Insectivores et Rongeurs capturés en Basse-Engadine en 1971 et 1972

que la capture de micromammifères dans les zones habitées et les prairies de basse altitude nous permette de confirmer la présence de Soricidés du genre *Crocidura*, dont plusieurs espèces sont signalées en Engadine par VON BURG (1923).

Dans le Tableau 2, nous avons groupé les résultats des piégeages en lignes en fonction des principaux groupements végétaux. Ainsi, nous avons distingué: **A** — les aulnaies du fond de la vallée qui comprennent les zones de recherches R3, R4, S4 et S8; **B** — les forêts d'épicéas de basse et de moyenne altitudes, les premières avec les milieux types R1, R2, R7 et S5; **C** — les éboulis, colonisés presque entièrement par le pin de montagne; **D** — les talus des pâturages, zones de végétation dense situées en lisière des forêts ou le long des ruisseaux et délaissées par le bétail et **E** — les pelouses alpines.

Ces données nous montrent que, dans les sites prospectés au cours de deux années consécutives (A et B₁ seulement), la densité de petits mammifères était

plus faible en 1972 qu'en 1971 et que la proportion des diverses espèces s'est modifiée. Si certaines espèces sont effectivement absentes de milieux qu'elles n'occupent généralement pas, d'autres font défaut dans des biotopes ou à des altitudes où elles peuvent se rencontrer. Aussi, il nous semble important, avant de vouloir tirer des conclusions de semblables enquêtes faunistiques, de pouvoir

	A		B1		B2	C	D	E
	1971	1972	1971	1972	1971	1971	1971	1971
<i>S. minutus</i>					1 (1)			1 (8)
<i>S. araneus</i>	11 (24)	14 (31)	7 (13)	2 (17)	4 (6)	3 (5)	11 (24)	6 (46)
<i>S. alpinus</i>			1 (2)					
<i>N. fodiens</i>	5 (11)						1 (2)	
<i>N. anomalus</i>		2 (4)						
<i>E. quercinus</i>	7 (15)	2 (4)	13 (25)	1 (8)				
<i>D. nitedula</i>						1 (1)		
<i>A. flavicollis</i>	4 (9)	3 (7)	8 (15)	1 (8)				
<i>A. sylvaticus</i>	6 (13)	11 (25)	6 (11)	2 (17)	8 (11)	2 (3)	5 (11)	
<i>C. glareolus</i>	8 (17)	1 (2)	18 (34)	4 (33)	56 (78)	51 (75)	9 (19)	2 (15)
<i>P. subterraneus</i>	1 (2)				3 (4)	8 (12)	10 (22)	
<i>M. nivalis</i>						2 (3)		1 (8)
<i>M. arvalis</i>		10 (23)					8 (17)	3 (23)
<i>M. agrestis</i>	4 (9)	2 (5)		2 (17)		1 (1)	3 (5)	
Total	46	45	53	12	72	68	47	13
Nb. pièges (lignes)	204 (4)	255 (5)	102 (2)	255 (5)	255 (5)	255 (5)	153 (3)	153 (3)
% pièges occupés	23	16	21	12	28	27	31	8

TABLEAU 2

Nombres et, entre parenthèses, pourcentages d'individus des diverses espèces capturés dans différents groupements végétaux

A — aulnaies 1100-1200 m; B = forêts d'épicéas; B 1: 1050-1200 m; B 2: 1600-2000 m; C = forêts de pins de montagne 1670-1880 m; D = talus des pâturages 1640-1850 m et E = pelouses alpines 2200-2500 m

répéter plusieurs années de suite des piégeages dans les mêmes sites et aux mêmes époques afin de tenir compte de l'effet des fluctuations de populations et des espèces rares ou occupant des niches écologiques bien précises.

Ces premiers résultats nous permettent de faire les remarques suivantes. *Talpa europaea* ne semble occuper que la partie inférieure de la vallée de l'Inn, soit jusqu'au niveau de Scuol sur la rive droite et jusqu'au Val Sinestra, qu'elle ne traverse que dans sa partie supérieure, sur le versant gauche. La taupe semble absente de la Haute-Engadine pour ne se trouver qu'à Maloja, en amont du lac de Sils. Parmi les musaraignes des genres *Sorex* et *Neomys*, *S. araneus* est l'espèce la plus abondante dans toute la vallée ne faisant défaut que dans les pentes arides d'éboulis.

Les quatre espèces de Gliridés de la faune de Suisse sont présentes en Basse-Engadine. Si en 1971, *Eliomys quercinus* était particulièrement abondant, leur fréquence relative mériterait d'être précisée. La coexistence partielle des deux espèces d'*Apodemus* devrait faire l'objet d'une étude plus approfondie; *A. sylvaticus* semble pouvoir vivre à une altitude plus élevée que *A. flavicollis*. *Clethrionomys glareolus*, espèce essentiellement liée aux milieux boisés, se rencontre aussi en dessus de la limite des forêts. Une végétation très dense au niveau du sol paraît indispensable à l'établissement de colonies de *Pitymys subterraneus*. Cette espèce est plus fréquente en altitude ce qui pourrait résulter soit d'une moindre concurrence due à la présence d'autres micromammifères, soit d'une plus grande abondance de niches écologiques qui lui sont favorables. La présence de *Microtus nivalis* est liée aux éboulis de gros blocs rocheux plus ou moins colonisés par la végétation. Or ces milieux étant plus abondants en haute montagne, il est compréhensible que le campagnol des neiges soit signalé avant tout en altitude. *M. arvalis* est présent aussi bien dans les prairies du fond de la vallée que dans les pelouses alpines et il pullule périodiquement. Enfin, *M. agrestis* n'a été trouvé jusqu'à maintenant que dans des biotopes relativement humides avec une végétation dense, mais sa répartition doit encore être précisée dans la haute vallée de l'Inn.

De nouvelles prospections sont indispensables à une meilleure connaissance de la faune des micromammifères de Basse-Engadine. Mais il serait souhaitable que les données sur les Insectivores et les Rongeurs accumulées depuis plusieurs années par les zoologistes travaillant au Parc national suisse fassent l'objet d'une synthèse, ce qui permettrait alors une vue d'ensemble de la faune d'Engadine, région dans laquelle de multiples influences interfèrent.

RÉSUMÉ

En 1971 et 1972, des piégeages en lignes ont été effectués en Basse-Engadine (Grisons, Suisse) en vue de dresser l'inventaire de la faune des micromammifères de cette région. Les Insectivores et Rongeurs capturés sont mentionnés dans le Tableau 1. La physionomie végétale de chaque ligne ayant été relevée, la composition de la faune de plusieurs milieux situés à des altitudes différentes est comparée (Tableau 2).

ZUSAMMENFASSUNG

In den Jahren 1971 und 1972 wurden im Unterengadin (Graubünden, Schweiz) Linienfänge durchgeführt mit der Absicht, die Kleinsäugetierfauna dieser Gegend zu inventarisieren. Die gefangenen Insektenfresser und Nagetiere sind in der Tabelle 1 aufgeführt. Die Pflanzenzusammensetzung wurde für jede Linie

charakterisiert und darauf, die Verteilung der Fauna an mehreren auf verschiedenen Höhen gelegenen Ortlichkeiten verglichen (Tabelle 2).

SUMMARY

During 1971 and 1972, line-trappings have been carried out in Lower Engadine (Graubünden, Switzerland) in order to inventory the small mammal fauna of that region. Insectivores and Rodents captured are mentioned in Table 1. The vegetation of each line having been noticed, the composition of the fauna of several habitats at different altitudes is compared (Table 2).

BIBLIOGRAPHIE

- BAER, J. G. et al. 1968. Ökologische Untersuchungen im Unterengadin. 1. Lieferung *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark* 12: 1-67.
- BAUMANN, F. 1949. Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. H. Huber, Bern, 492 pp.
- BURG, G. VON. 1923. Die Säugetiere des Engadins, Puschlavs, Bergells u. Münstertales. *Der Weidmann, Bülach*, 6 pp.
- DOTTRENS, E. 1962. *Microtus nivalis* et *Microtus arvalis* du Parc national suisse. *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark* 7: 329-352.
- DOUHERET, J. 1970. Première étude sur les micromammifères du Parc national de la Vanoise. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise* 1: 183-213.
- LE LOUARN, H., F. SPITZ et B. DASSONVILLE. 1970. Répartition écologique des Rongeurs dans les forêts de la région de Briançon (Hautes Alpes). *Ann. Zool. Ecol. anim.* 2: 427-432.
- MÜLLER, J. P. 1972. Die Verteilung der Kleinsäuger auf die Lebensräume an einem Nordhang im Churer Rheintal. *Z. f. Säugetierkunde* 37: 257-286.
-

C. Brugger und P. S. Chen. — Über die Feinstruktur des Analorgans bei *Drosophila*-Larven.¹ (Mit 3 Textabbildungen)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Das Analorgan von *Drosophilalarven* wurde zum ersten Mal von GLOOR und CHEN (1950) beschrieben. Es besteht aus zwei symmetrischen flachen Cuticulaplatten, die den After der Larven umgeben. Wurden die Larven kurz mit einer 0,5%igen AgNO_3 -Lösung behandelt und anschliessend dem Licht ausgesetzt, so konnten die beiden Platten durch Einlagerung von Silberkörnern in die Cuticula dunkelbraun gefärbt werden. Die Untersuchung von GLOOR und CHEN (1950) deutet darauf hin, dass dieses Organ möglicherweise eine osmoregulatorische Funktion besitzt. In einer späteren Arbeit kam QUINTART (1960) zu einem ähnlichen Ergebnis. Auch WHEELER (1947) fand bei Fütterung der *Drosophilalarven* mit radioaktivem Jod eine besonders hohe Konzentration des Jods im Cuticulabereich des Analorgans. In einem Selektionsversuch gelang es WADDINGTON (1959), *Drosophilalarven* auf einem Medium aufzuziehen, welches bis zu 7% NaCl enthält. Der Autor stellte fest, dass die angepassten Larven sich durch eine besonders grosse Oberfläche der Analorgane auszeichnen. Aus einer Analyse der Hämolymphe-Zusammensetzung der so aufgezogenen Larven schliessen CROGHAN und LOCKWOOD (1960), dass diese Analorgane Ionen ausscheiden. Neuerdings berichteten COPELAND (1964) sowie SOHAL und COPELAND (1966) über die Feinstruktur der Analpapillen bei Mückenlarven, die bekanntlich im Dienst der Osmoregulation dieses Insekts stehen (vergl. WIGGLESWORTH, 1938; KOCH, 1938). Es ist deshalb wünschenswert, zu wissen, ob die Analorgane von *Drosophilalarven* auf ähnliche Weise aufgebaut sind.

Im Rahmen unserer physiologisch-biochemischen Untersuchungen über die Letalmutante *l(3)tr* von *Drosophila*, ist das Analorgan ebenfalls von besonderem Interesse. Die homozygoten Larven dieser Mutante sind durch eine starke Akkumulation der Hämolymphe und einen abnorm erhöhten Gehalt an freien Aminosäuren gekennzeichnet (siehe zusammenfassende Arbeiten von HADORN, 1961 und CHEN, 1966, 1971). Es ist denkbar, dass die Mutationswirkung primär in einer Störung der Osmoregulation liegt. Durch den Abbau der körpereigenen Proteine können Aminosäuren freigesetzt werden, um die Hypotonie zu kompensieren. Ein direkter Beweis für eine solche Annahme kann durch eine vergleichende

¹ Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Karl Hescheler-Stiftung.

Analyse der Feinstruktur des Analorgans zwischen dem Wildtyp und der Mutante erbracht werden.

Larven der beiden Genotypen von *Drosophila melanogaster* wurden auf Standardmedium (Hefe-Zucker-Mais-Agar) bei 25°C aufgezogen. Im Alter von 4 (/) bzw. 5 (l(3)tr) Tagen wurden die Larven gewaschen und während 1 h in hypotonischer (dest. H₂O) oder hypertotonischer (1,5-10% NaCl) Lösung gehalten. Als Kontrollen dienten Larven des gleichen Alters ohne Behandlung. Das Hinterende jeder Larve wurde in einer Fixierlösung, bestehend aus 3,2% Acrolein und 1,7% Glutaraldehyd in Cacodylatpuffer (0,5 M, pH 7.2), geschnitten und für 1 h bei 4° C fixiert. Dann wurde das abgeschnittene Stück 3-4 h im Cacodylatpuffer gewaschen, dessen osmotische Konzentration mit einer 10%igen Saccharoselösung eingestellt worden war. Schliesslich wurde es in einer gepufferten OsO₄ Lösung (1%) während 2-3 h bei Zimmertemperatur nachfixiert, dann wieder gewaschen, über eine Alkoholreihe dehydriert, und im Araldit eingebettet. Das Schneiden erfolgte mit einem Porter-Blum Mikrotom, und die Dünnschnitte wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat nach REYNOLDS (1963) kontrastiert. Für die Untersuchung der so hergestellten Schnitte diente ein Hitachi HS-8 Transmissions-Elektronenmikroskop.

Für die Beobachtung der cuticularen Oberfläche wurden ganze Larven in flüssigem Stickstoff fixiert und gefriergetrocknet. Nach Bedampfung mit Gold im Vakuum wurden diese unter einem Raster-Elektronenmikroskop (Cambridge Stereoscan S₄) betrachtet.

In Übereinstimmung mit dem lichtmikroskopischen Befund von GLOOR und CHEN (1950) erscheint die Cuticula im Bereich des Analorgans besonders dünn. Zudem ist die Oberfläche durch die Bildung porenförmiger Einstülpungen stark vergrössert (siehe CHEN und BRUGGER, 1973; BRUGGER, 1973). Die Cuticula-

ABB. 1.

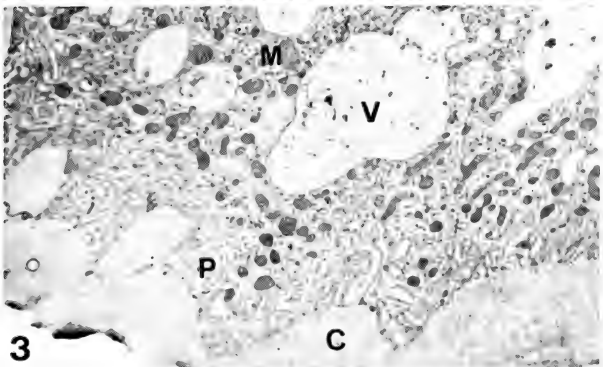
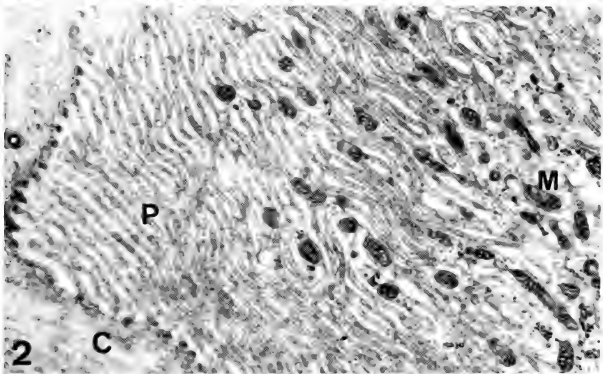
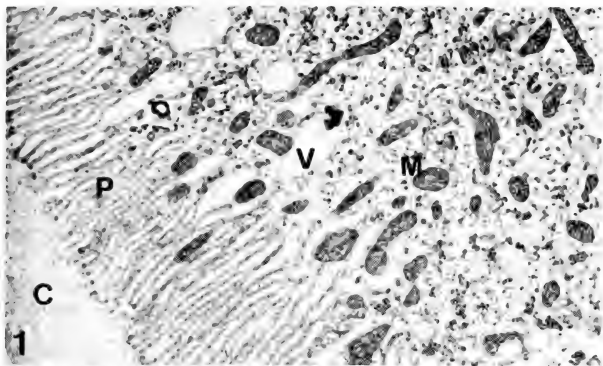
Dünnschnitt durch die Epidermiszelle des Analorgans einer +/+ — Larve (ohne Behandlung). P, Plasmamembran-Falten; C, Cuticula; M, Mitochondrien; V. Vakuolen. × 10 750.

ABB. 2.

Zunahme und Verlängerung der Plasmamembran-Falten nach Behandlung der Larve (l(3)tr/l(3)tr) mit destilliertem Wasser. × 30 800.

ABB. 3.

Reduktion und Verkürzung der Plasmamembran-Falten nach Behandlung der Larve (l(3)tr/l(3)tr) mit einer hypertotonischen Lösung (1,5% NaCl). × 15 800.



schicht wird durch auffallend grosse Epidermiszellen unterlagert. Die der Cuticula angrenzende Plasmamembran dieser Zellen weist zahlreiche Falten auf (Abb. 1), was eine weitere Vergrösserung der Absorptionsoberfläche zur Folge hat. Im Cytoplasma der Epidermiszellen befindet sich ein ausgedehntes Netz von Mikrotubuli, die mit zahlreichen Vakuolen assoziiert und von Mitochondrien begleitet sind.

Von grossem Interesse ist unser Befund, dass die Epidermiszellen je nach der Salzkonzentration des Aussenmediums regulatorische Veränderungen in ihrer Feinstruktur aufweisen. In einer starken hypotonischen Lösung (dest. H_2O) nimmt die Anzahl der Plasmamembran-Falten erheblich zu (Abb. 2). Die Mitochondrien erscheinen zahlreicher und werden zwischen die Plasmamembran-Falten verlagert. Umgekehrt werden in einer hypertonen Lösung (1.5-10% NaCl) die Membranfalten verkürzt und reduziert (Abb. 3). Die Mitochondrien werden weniger zahlreich und befinden sich ganz selten im apikalen Bereich der Plasmamembran. Die vorliegenden Beobachtungen sprechen dafür, dass die Ionenabsorption einen energiegebundenen aktiven Transportprozess darstellt, und je nach dem Salzgehalt des umgebenden Mediums durch Veränderungen der Zelloberfläche reguliert werden kann. Im ganzen zeigt sich zwischen dem Analorgan von *Drosophila* und den Analpapillen von *Aedes* eine deutliche Übereinstimmung der Feinstruktur (vergl. Eichelberg et. al., 1972).

Entgegen unserer Erwartung wurde kein Unterschied im Bau des Analorgans zwischen dem Wildtyp und der Mutante *l(3)tr* festgestellt, obwohl die osmotische Gesamtkonzentration der Hämolymphe der letalen Larven bloss 50-60% derjenigen der Normalen beträgt. Ausserdem bewiesen unsere Untersuchungen über das osmoregulatorische Vermögen beider Genotypen, dass die *l(3)tr*-homozygoten Larven in hypo- und hypertonen Lösung fähig sind, sowohl ihre osmotische Gesamtkonzentration als auch ihren Chloridgehalt weitgehend zu regulieren (BRUGGER, unveröffentlicht). Es scheint, dass die entwicklungsphysiologische Störung der vorliegenden Mutation nicht primär auf einem Versagen des Wasserhaushaltes beruht. In dieser Hinsicht deuten die Ergebnisse zahlreicher Arbeiten darauf hin, dass die Proteinsynthese der *l(3)tr*-Mutante gehemmt ist (siehe CHEN, 1971).

SUMMARY

The fine structure of the anal organs of *Drosophila* larvae was studied by both scanning and transmission electron microscopy. It is found that the cuticular surface in the region of the anal organs has a porous appearance due to the infoldings of the epicuticle. The cuticle is underlaid by large epidermal cells, the plasma membrane of which forms numerous folds at the cuticular side. The cytoplasm of the epidermal cells shows an extensive network of microtubules associated

with mitochondria and vacuoles of various sizes. Of particular interest are the regulatory changes in the number of plasma membrane folds and the distribution of mitochondria of these cells in hypo- and hypertonic solutions of different salinities. Since no difference in the fine structure of the anal organs between the wild type and the mutant *l(3)tr* could be detected, it is concluded that the mutational effect may not lie primarily in a disturbance of the osmoregulation.

LITERATUR

- BRUGGER, C. 1973. Untersuchungen über die Feinstruktur und Funktion des Analorgans normaler und letaler (*l(3)tr*) Larven von *Drosophila melanogaster*. (Im Druck.)
- CHEN, P. S. 1966. Amino acid and protein metabolism in insect development. *Adv. Insect Physiol.* 3: 53-132.
- CHEN, P. S. 1971. Biochemical Aspects in Insect Development. Karger, Basel.
- CHEN, P. S. and C. BRUGGER. 1973. An electron microscope study of the anal organs of *Drosophila* larvae. *Experientia* 29: 233-235.
- COPELAND, E. 1964. A mitochondrial pump in the cell of the anal papillae of mosquito larvae. *J. Cell Biol.* 23: 253-264.
- CROGHAN, P. C. and A. P. M. LOCKWOOD. 1960. The composition of the haemolymph of the larvae of *Drosophila melanogaster*. *J. exp. Biol.* 37: 339-343.
- EICHELBERG, D., A. WESSING und A. POLENZ. 1972. Struktur und Funktion der larvalen Analorgane von *Drosophila*. *Cytobiol.* 6: 410-426.
- GLOOR, H. und P. S. CHEN. 1950. Über ein Analorgan bei *Drosophila*-Larven. *Rev. suisse Zool.* 57: 570-576.
- HADORN, E. 1961. Developmental Genetics and Lethal Factors. Methuen, London.
- KOCH, H. J. 1938. The absorption of chloride ions by the anal papillae of Diptera larvae. *J. exp. Biol.* 15: 152-160.
- QUINTART, A. 1960. L'organe anal de la larve de *Drosophila melanogaster*. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* 91: 117-128.
- REYNOLDS, E. S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 17: 208-211.
- SOHAL, R. S. and E. COPELAND. 1966. Ultrastructural variations in the anal papillae of *Aedes aegypti* (L.) at different environmental salinities. *J. Insect Physiol.* 12: 429-439.
- WADDINGTON, C. H. 1959. Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters. *Nature* 183: 1654-1655.
- WHEELER, B. M. 1947. The iodine metabolism of *Drosophila gibb2rosa* studied by means of radioactive I^{131} . *Proceedings Nat. Acad. Sci. (U.S.A.)* 33: 298-302.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1938. Regulation of osmotic pressure and chloride concentration in the haemolymph of mosquito larvae. *J. exp. Biol.* 15: 235-247.

H. Baumann und P. S. Chen. — Geschlechtsspezifische ninhydrinpositive Substanzen in Adultmännchen von *Drosophila funebris*.¹ (Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Im Rahmen unserer Untersuchungen über die physiologisch-biochemischen Grundlagen der Fortpflanzung bei *Drosophila* gewinnen die Anhängsdrüsen (Paragonien) der adulten Männchen ein besonderes Interesse, deren Sekrete spezifische Wirkungen auf den Metabolismus der begatteten Weibchen aufweisen (für zusammenfassende Literatur, siehe CHEN, 1971). Bei *Drosophila melanogaster* wurde eine Paragoniensubstanz (Sexpeptid) nachgewiesen, die während der Kopulation von Männchen in die Genitalien der Weibchen übergeführt wird und die Eiablage stimuliert. Eine weitere Untersuchung von insgesamt acht verschiedenen *Drosophila*-Arten ergab, dass diese Substanz nur bei *Drosophila simulans*, *ananasae* und *buskii* vorkommt, während sie bei den übrigen untersuchten Arten vollständig fehlt (CHEN und BAUMANN, 1972). Es scheint, dass die Zusammensetzung der Paragoniensekrete artspezifisch ist. Bei denjenigen Arten, wo die Paragoniensubstanz fehlt, könnten andere Komponenten im Sekret die stoffwechsel-physiologischen Vorgänge der Weibchen auf ähnliche Weise beeinflussen. Tatsächlich fanden wir bei Adultmännchen von *Drosophila funebris* zwei ninhydrinpositive Substanzen, die sich aufgrund ihres chromatographischen Verhaltens und ihrer chemischen Zusammensetzung klar von derjenigen von *Drosophila melanogaster* unterscheiden. Wir beschränken uns hier auf eine vorläufige Mitteilung über die Identifizierung und die möglichen Funktionen dieser Substanzen; ein ausführlicher Bericht der vorliegenden Untersuchung soll später veröffentlicht werden.

MATERIAL UND METHODEN

Larven des Wildtyps von *Drosophila funebris* wurden auf Standardmedium (Mais-Zucker-Hefe-Agar) bei 18° C aufgezogen. Nach dem Schlüpfen aus den Puppen wurden die Fliegen bei 25° C gehalten.

Lipidfreie methanolische Extrakte von Paragonien oder Abdomen adulter

¹ Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Fliegen im Alter von 10 Tagen wurden nach den früher beschriebenen Methoden hergestellt (CHEN und BÜHLER, 1970). Die Auftrennung der in den Extrakten enthaltenen Ninhydrin-positiven Stoffe geschah durch Hochspannungselektrophorese nach BAUMANN (1971) oder Säulenchromatographie. Nach der Auftrennung wurden die geschlechtsspezifischen Substanzen einzeln mit 6 N HCl bei 110° C während 24 Stunden hydrolysiert.

Um die funktionelle Bedeutung der erwähnten Substanzen zu prüfen, injizierten wir Paragonienextrakte oder partiell gereinigte Paragoniensubstanzen in die Bauchhöhle 1-tägiger, unbegatteter Weibchen. Nach der Injektion wurden die Fliegen einzeln in Plexiglastuben bei 25° C gehalten. Das Futter wurde täglich erneuert, und die Anzahl der abgelegten Eier während 14 Tagen kontrolliert. Als Kontrollen dienten entweder die mit Ringerlösung injizierten Weibchen oder solche, die mit Männchen zusammen gehalten worden waren.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Abbildung 1 zeigt die Auftrennung der Ninhydrin-positiven Komponenten von Abdomen in methanolischen Extrakten 10-tägiger Männchen und Weibchen. Im Vergleich mit den Weibchen zeichnet sich das chromatographische Muster der männlichen Fliegen durch zwei zusätzliche Flecken aus: der eine Fleck (PS-1) liegt wenig kathodenwärts vom Auftragspunkt auf der Höhe von Tyrosin und Tryptophan und weist eine sehr geringe Wanderungsfähigkeit im 70%igen n-Propanol auf, während der zweite (PS-2) sich relativ schnell zur Kathode bewegt und links neben Serin lokalisiert ist. Zudem bildet PS-1 mit Ninhydrin eine charakteristische blaue Farbe, während PS-2 sich gelbbraun färbt. Aus Abbildung 1 ist ferner ersichtlich, dass die für *Drosophila melanogaster* typische Paragonien-substanz, die sich unter der gleichen chromatographischen Bedingung links neben der Dreiergruppe Glycerophosphoäthanolamin (GPEA)-Phosphoäthanolamin (PEA)-Phosphoserin (PSER) befindet, ganz fehlt. Unsere Untersuchungen an Paragonienextrakten bewiesen, dass die beiden ninhydrinpositiven Substanzen ausschliesslich in diesen Drüsen lokalisiert sind.

Die Analysen der methanolischen Extrakte aus 0,4-0,6 g 10-tägiger Männchen oder virgineller Weibchen mittels des Aminosäure-Analysators bestätigen die oben erwähnten Befunde. PS-1 wird als ein ziemlich breiter Peak in der sauren Region zwischen Glycerophosphoäthanolamin und Taurin aus der Säule eluiert, während PS-2 als ein deutlich abgegrenzter Peak kurz vor γ -Aminobuttersäure erscheint. Die entsprechenden Peaks wurden bei virginellen Weibchen nicht gefunden.

Elektrophoretische und papierchromatographische Untersuchungen der sauren Hydrolysate beider Substanzen ergaben, dass PS-1 aus 10 Aminosäuren

(ASP, GLU, THR, SER, PRO, VAL, LEU, α -ALA, ARG, LYS) besteht, während PS-2 nur GLY enthält. Dies deutet darauf hin, dass PS-1 ein Polypeptid sein muss, und PS-2 ein Glycinderivat ist. Unsere Versuche über die chemische Struktur dieser Substanzen sind noch im Gang.

Der Verlauf der Eiablage bei den mit Paragonienextrakten injizierten Weib-

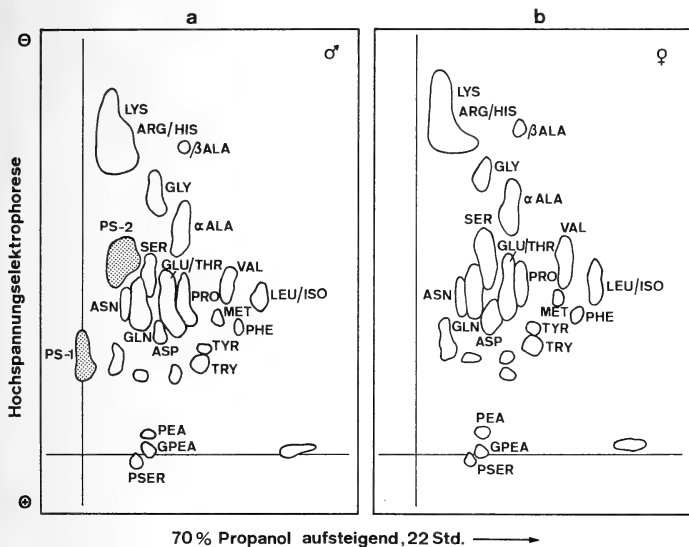


ABB. 1.

Auftrennung der Ninhydrin-positiven Substanzen in methanolischen Extrakten von 30 Abdomen adulter Männchen (a) und 20 Abdomen adulter Weibchen (b) im Alter von 10 Tagen. 1. Dimension: Hochspannungselektrophorese (2050-2500 V, 95-120 mA, 2¼ Std); 2. Dimension: Papierchromatographie (70 % n-Propanol, aufsteigend, 22 Std).

chen sowie derjenige der begatteten und mit Ringerlösung injizierten virginellen Kontrollen sind in Abbildung 2 wiedergegeben. Eindeutig ist der rasche Anstieg der täglich abgelegten Eier bei begatteten Weibchen während den ersten 6 Tagen des Adultlebens. Virginelle Weibchen, die mit Ringerlösung injiziert worden waren, wiesen eine Verzögerung der Eiablage in den ersten 6 Tagen nach der Injektion auf, und legten nie mehr als 100 Eier pro Tag ab. Tiere, die eine einmalige Injektion der partiell gereinigten Paragoniensubstanz PS-2 erhielten, zeigten einen deutlichen und stärkeren Anstieg in ihrer Anzahl der abgelegten Eier pro Weibchen pro Tag als die mit Ringerlösung injizierten Kontrollen. Eine ähnlich stimu-

lierende Wirkung konnte nach der Injektion der rohen methanolischen Extrakte festgestellt werden. Dies ist verständlich, da diese Extrakte ebenfalls PS-2 enthielten. Hingegen erbrachte die Injektion von PS-1 keine Stimulation der Eiablage, und der Verlauf der Eiablage bei diesen Weibchen unterscheidet sich nicht von demjenigen der Ringerkontrolle (siehe Abb. 2).

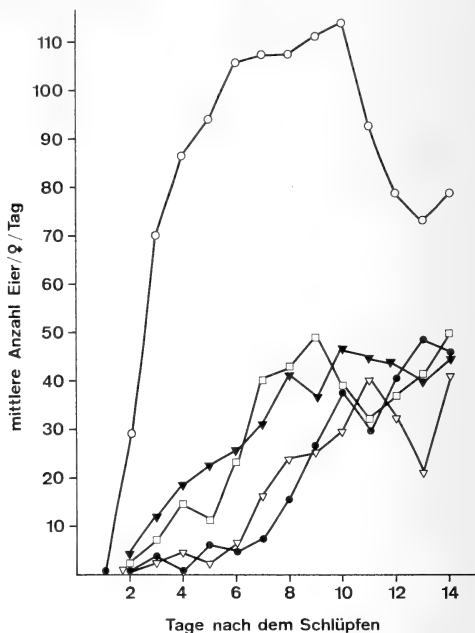


ABB. 2.

Verlauf der Eiablage von befruchteten Weibchen (○) sowie virginellen Weibchen nach der Injektion mit Ringerlösung (●), PS-1 (△), PS-2 (□) und rohem Methanolextrakt (▲). Ordinate: mittlere Anzahl Eier pro Weibchen pro Tag. Abszisse: Tag nach der Begattung oder Injektion.

In einer weiteren Serie der Injektionsversuche wurde die Wirkung der Paragonsubstanzen auf die Rezeptivität der Weibchen untersucht. Die Adultweibchen wurden kurz nach dem Schlüpfen isoliert und 48 Stunden in Flaschen mit frischem Futter bei 25° C gehalten. Danach wurden die Fliegen mit Ringerlösung, PS-1 oder PS-2 injiziert und einzeln in Tuben gegeben. Nach einer Erholungszeit von 24 Stunden wurden zu jedem Weibchen drei gleichaltrige Männchen gegeben und die Kopulation während den folgenden 45 Minuten registriert. Als zusätzliche

Kontrolle wurden Adultweibchen ohne Injektion angesetzt und ihre Rezeptivität unter der gleichen Versuchsanordnung beobachtet.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengefasst. Bei nicht injizierten Weibchen erfolgte die erste Kopulation, die ca. 10-20 Minuten dauerte, bereits innerhalb 1-5 Minuten. Die Rate der ersten Kopulation betrug 97%. Wurden die so einmal begatteten Weibchen nach 24 Stunden wieder mit Männchen zusammengebracht, so fiel die Kopulationsrate auf 18% ab. Nach der Injektion mit PS-1 betrug die Kopulationsrate 72%. Andererseits wurde die Bereitschaft zur Kopulation offenbar durch die Injektion mit PS-2 nicht vermindert (98%). Die Injektion mit Ringerlösung ergab ebenfalls keinen Einfluss auf die Rezeptivität.

TABELLE 1

Rezeptivität von Drosophila funebris Weibchen nach einmaliger Begattung oder Injektion mit PS-1, PS-2 oder Ringerlösung

Zustand der Weibchen	Anzahl der untersuchten Weibchen	Anzahl Begattungen nach 24 Std.	Rezeptivität
Einmal begattet	32	6	18 %
Injektion mit PS-1	36	26	72 %
„ „ PS-2	56	55	98 %
„ „ Ringer	58	58	100 %

Zusammenfassend deuten die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung darauf hin, dass die von uns festgestellten Paragoniensubstanzen bei *Drosophila funebris* unterschiedliche funktionelle Bedeutungen haben: PS-1 setzt die Rezeptivität der Weibchen herab, während PS-2 die Eiablage stimuliert. Allerdings ist die Wirkung der beiden Substanzen nach Injektion in die Bauchhöhle der Weibchen geringer als diejenige nach einer Kopulation. Dies steht in Übereinstimmung mit der früher bei *Drosophila melanogaster* gemachten Beobachtung, wonach die Transplantation der Paragoniendrüsen (GARCIA-BELLIDO, 1964; LEAHY, 1966) oder die Injektion der gereinigten Substanz (CHEN und BÜHLER, 1970) nie die gleiche Eilegerate eines normal begatteten Weibchens erreicht. Die einfachste Erklärung liegt darin, dass die Paragoniensubstanzen normalerweise in den Genitalapparat der Weibchen gelangen, wo sie direkt oder indirekt auf die nervösen Zentren oder das endokrine System wirken können. Im Fall der Injektion in die Bauchhöhle werden sie teils durch die Hämolymphe verdünnt, teils durch die Enzymaktivität abgebaut. Sie gelangen deshalb nur teilweise an die Wirkungs-orte. Andere Erklärungsmöglichkeiten sind selbstverständlich nicht ausgeschlossen, solange der Wirkungsmechanismus von Paragoniensubstanzen noch unbekannt ist.

Unsere bisherigen Untersuchungen an *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris* zeigen, dass verschiedene Paragoniensubstanzen die Stimulation der Eiablage bewirken können. Die Tatsache, dass das Paragoniensekret die Kopulationsbereitschaft der Weibchen herabsetzt, ist offenbar ein verbreitetes Phänomen bei Insekten. Bei *Musca domestica* handelt es sich um ein Peptid (NELSON et al, 1969), und bei *Aedes aegypti* um ein Protein (FUCHS et al, 1969; FUCHS und HISS, 1970). Die Isolierung der einzelnen Paragonienstoffe und die Analyse ihrer chemischen Natur bilden den ersten Schritt bei der Aufklärung physiologisch-biochemischer Grundlagen in der Fortpflanzung bei Insekten.

SUMMARY

By both high-voltage paper electrophoresis and ion-exchange chromatography, two sex-specific ninhydrin-positive substances have been found in the accessory glands of the adult males of *Drosophila funebris*. On the basis of acid hydrolysis, one of these (PS-1) is a polypeptide consisting of 10 amino acids, whereas the second one (PS-2) is probably a glycine derivative. Experiments of injecting the partially purified paragonial substances into virgin females suggest that PS-1 reduces receptivity while PS-2 stimulates oviposition of the female flies.

LITERATUR

- BAUMANN, H. 1971. Untersuchungen über die *in vivo* Synthese des Sexpeptids bei *Drosophila melanogaster*. Diplomarbeit, Universität Zürich.
- CHEN, P. S. 1971. Biochemical Aspects of Insect Development. Karger, Basel.
- CHEN, P. S. und H. BAUMANN. 1972. Untersuchungen über das Vorkommen des Sexpeptids bei verschiedenen *Drosophila*-Arten. *Rev. suisse Zool.* 79: 333-341.
- CHEN, P. S. and R. BÜHLER. 1970. Paragonial substance (sex peptide) and other free ninhydrin-positive components in male and female adults of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 16: 615-627.
- FUCHS, M. S. and E. A. HISS. 1970. The partial purification and separation of the protein components of matrone from *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.* 16: 931-939.
- FUCHS, M. S., G. B. CRAIG, Jr. and D. D. DESPOMMIER. 1969. The protein nature of the substance inducing female monogamy in *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.* 15: 701-709.
- GARCIA-BELLIDO, A. 1964. Das Sekret der Paragonien als Stimulus der Fekundität bei Weibchen von *Drosophila melanogaster*. *Z. Naturforsch.* 19b: 491-495.
- LEAHY, M. G. 1966. Egg deposition in *Drosophila melanogaster* increased by transplant of male paragonia. *Dros. Inf. Ser.* 41: 145-146.
- NELSON, D. R., T. S. ADAMS and J. G. POMONIS. 1969. Initial studies on the extraction of the active substance inducing monocoitic behavior in houseflies, black blowflies and screw-worm flies. *J. econ. Ent.* 62: 634-639.

C. Walzer et N. Schönenberger. — Sur le développement du péri-blaste de l'alevin de truite, *Salmo gairdneri* Richardson (L.). Etudes ultrastructurale et autoradiographique.

Université de Genève, Laboratoire d'anatomie et physiologie comparées.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'une étude sur l'utilisation du vitellus chez *Salmo gairdneri*, nous avons été amenés à envisager un aspect particulier de ce problème. Au début du développement, chez les Téléostéens, on trouve une structure syncytiale cytoplasmique entre le blastodisque et la masse vitelline provenant de la ségrégation ooplasmique (PASTEELS, 1958, DEVILLIERS, 1961). Cette couche, appelée péri-blaste, a fait l'objet d'études quant à sa participation à l'épibolie et à l'utilisation du vitellus (DEVILLIERS, 1961, TRINKAUS, 1966). Cette structure, marginale au vitellus, contient des noyaux appelés noyaux vitellins ou mérocytes, dont la provenance chez les Téléostéens semble blastodermique (PASTEELS, 1958, DEVILLIERS, 1961, TRINKAUS, 1966, BACHOP, 1971). Au fur et à mesure que les mouvements morphogénétiques progressent, le péri-blaste va entourer tout le vitellus (PASTEELS, 1958 et al.). Si on a étudié ce syncytium surtout pendant les premiers stades de l'ontogenèse, très peu de renseignements apparaissent au stade alevin (KUNZ, 1964, NITTINGER, 1968). Nous avons donc suivi l'évolution ultrastructurale du péri-blaste de l'éclosion jusqu'à la régression complète du vitellus, en étudiant le rôle des mérocytes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les œufs de truites arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* Richardson proviennent d'une pisciculture. Ils sont disposés dans des bacs d'élevage et élevés selon les méthodes usuelles.

Microscopie électronique

De l'éclosion jusqu'à la régression du sac vitellin (40-50 jours/5°-7° C) nous avons fixé chaque semaine des alevins selon la méthode de Kalt (1971) (veine vitelline, foie, région sous-jacente au poisson). Les coupes sont réalisées sur un ultramicrotome Reichert OM U2 à l'aide d'un couteau de diamant, colorées au citrate de Pb selon REYNOLDS (1963) et examinées sur un Hitachi HS 7S.

Autoradiographie

Parallèlement, des injections de thymidine (activité spécifique 27,7 cu/mM) et d'uridine (activité spécifique 29cu/mM) tritiées sont exécutées 10 et 29 jours après l'éclosion (10 μ l contenant 10 μ c), à l'aide d'un microtitrateur Beckmann 153. Les alevins sont fixés au Dubosq-Brazil, coupés à 7 μ et collés sur lames préalablement gélatinées. Des plaques AR 10 fournissent l'émulsion et nous permettent de visualiser le site d'incorporation de la radioactivité.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

A l'éclosion, on observe une disposition des organites du syncytium (30 μ d'épaisseur) peu ordonnée. De la masse vitelline coalescente se détachent des plaquettes vitellines de forme généralement ovoïde et de toutes dimensions, entourées d'une membrane. Disséminé ça et là, l'appareil de Golgi présente des saccules et des vésicules non denses aux électrons. Quelques traces de réticulum avec des ribosomes sont souvent associées aux mérocytes. Le reste de la trame cytoplasmique se compose de vésicules, dont l'intérieur n'est pas dense aux électrons, et de particules ressemblant soit à des ribosomes, soit à du β glycogène. D'importantes modifications surviennent au fur et à mesure que le périblaste s'élargit (jusqu'à 120 μ). Nous distinguons, chez un alevin où la régression n'a pas encore débuté, 5 zones (fig. 1).

1. Des plaquettes vitellines de forme ovoïde se détachant de la masse vitelline compacte.
2. Une zone d'importantes travées de réticulum endoplasmique rugueux, dans lequel on trouve des mérocytes. Ces noyaux, certainement polyploïdes (voir BACHOP, 1971, pour la discussion de leur formation) présentent des formes variées et digitées, rappelant des pseudopodes. On les trouve toujours associés à de nombreuses mitochondries (fig. 2).
3. Des structures de même densité électronique que les plaquettes vitellines, mais de formes beaucoup plus irrégulières et découpées, ressemblant aux lipochondries décrites par maints auteurs (BALINSKY, 1970 et al.).
4. Une région de Golgi où le contenu des saccules et vésicules est dense aux électrons.
5. Le périblaste se termine par un réseau inextricable de villosités qui jouxtent la splanchnopleure contenant les vaisseaux du sac vitellin.

D'après cette topographie, nous avons émis l'hypothèse que le périblaste devait être engagé soit dans l'élaboration d'enzymes pour la digestion du vitellus,

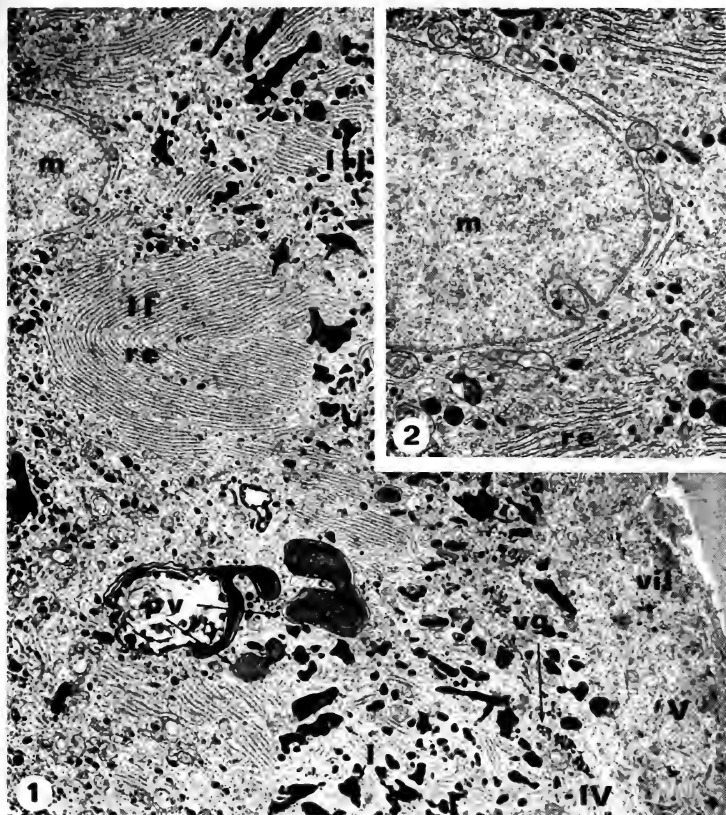


FIG. 1.

Périblaste 25 jours après l'éclosion montrant les zones II, III, IV, V. (5500 \times).
 m: mérocyte; re: réticulum endoplasmique; vil: villosités; pv: plaquette vitelline;
 vg: vésicules de Golgi; 1: structure ressemblant aux lipochondries.

FIG. 2.

Détail d'une partie d'un mérocyte (13500 \times).

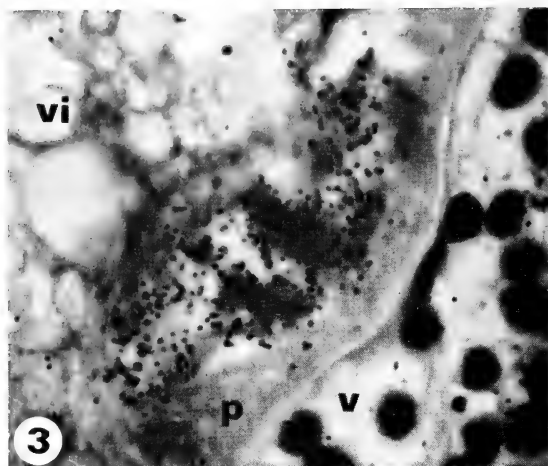


FIG. 3.

Incorporation d'uridine tritiée dans un mérocyte (1600 \times).
v: vaisseau; p: périblaste; vi: vitellus.

soit dans la synthèse de produits directement utilisables par l'alevin à partir de la voie sanguine, probablement les deux à la fois.

Pour tester l'activité des mérocytes vis-à-vis de deux précurseurs des acides nucléiques, nous avons employé la thymidine et l'uridine tritiées. Nous avons constaté que ces noyaux, 10 et 20 jours après l'éclosion, n'incorporent jamais la thymidine. Par contre, ils montrent une réaction positive à l'uridine (fig. 3). Ce résultat nous confirme que ces noyaux géants, de par leur activité RNA, sont engagés fort probablement dans la biosynthèse des protéines aux deux moments précis où ils ont été examinés.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHOP, W. 1971. Giant Nuclei Formation in the Yolk Sac Syncytium of the Muskellunge, a Bony Fish. *J. of Morph.* 135: 239-246.
- BALINSKI, B. I. 1970. An Introduction to embryology. 3^e édition. *W. B. Saunders.*
- DEVILLIERS, Ch. 1961. Structural and Dynamic aspects of the Development of the Teleostean Egg. *Advances in Morphogenesis*. Vol. i M. Abercrombie and J. Brachet, eds. A. P., N. Y., 379-428.
- KALT, M. R. 1971. A study of Fixation of Early Amphibian embryos for Electron Microscopy. *J. Ultrastructure Res.* 36: 633-645.
- KUNZ, Y. 1964. Morphologische Studien über die embryonale und post-embryonale Entwicklung bei Teleostiern mit besonders Berücksichtigung des Dottersystems und der Leber. *Revue Suisse Zool.* 71: 445-525.
- NITTINGER, J. 1968. Histologische und histochemische Untersuchungen über die Involution des Dottersacks bei *Lebistes reticulatus* Peters und *Salmo irideus* Gibb. *Zool. Jb. Anat. Bd.* 85: 245-325.
- PASTEELS, J. 1958. Développement embryonnaire. *Traité de Zoologie*, Grassé P. P., ed. Tome XIII, Fasc. II, 1685-1754.
- REYNOLDS, E. S. 1963. The Use of Lead Citrate at high pH as an Electronopaque Stain in Electron Microscopy. *J. Cell. Biol.* 17: 208.
- TRINKAUS, J. P. 1966. Morphogenetic Cell Movements. *Major Problems in developmental Biology* A. P., N. Y.
-

Yvette W. Kunz and C. Wise. — Ultrastructure of the "oil-droplet" in the retinal twin-cone of *Lebistes reticulatus* (Peters). Preliminary results. (With 5 figures)

Department of Zoology, University College, Dublin (Ireland).

The photoreceptors of teleosts are comprised of rods, single cones and twin-cones. In twin-cones the two members are identical and fused along their inner

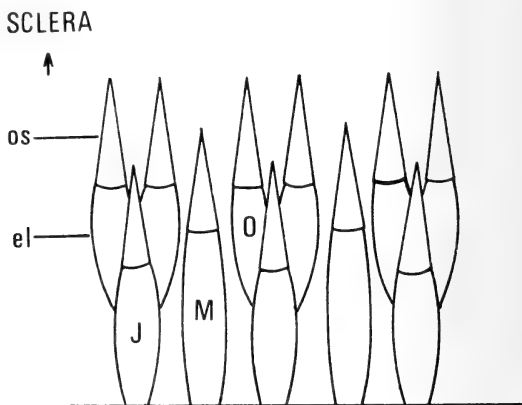


FIG. 1.

Schematic drawing showing the tiered arrangement of *Lebistes* cones (central region).

segment, so that they contract and elongate as a unit during light and dark adaptation. Twin-cones have been found exclusively in teleosts and seem to be associated with vision in bright light (WALLS 1942). The retina of the viviparous *Lebistes reticulatus* is outstanding in that its twin- and single cones show a tiered arrangement, with the twin-cones in the most scleral position (outer cones), followed by a row of single cones (middle cones) and most vitreally, another row of single cones (inner cones) (Fig. 1). The relative position of these different cones is the same in the light and dark adapted eye (MÜLLER 1952, 1954).

The twin-cones of *Lebistes* contain an "oil-droplet" in one member of each

twin-cone (Fig. 2). The distribution of this oil-droplet is regular within an already regular mosaic pattern (MÜLLER 1952) (Fig. 3). During dark-adaptation, which is complete after three hours, the staining properties of the oil-droplet change stepwise (azan stain) (MÜLLER 1954). The oil-droplet of *Lebistes* cones was also investigated on an electron-microscopical level by BERGER (1965). He found two kinds of oil-droplets in the adult eye: a vesicular type and a matrix type. He concluded that both are of a mitochondrial origin and that they are absent in the newly-born fish. — No other teleost cones have been shown to possess such droplets, whereas oil-droplets are abundant in amphibian, reptilian and avian retinæ (WALLS 1942).

We undertook an electron-microscopic study to find out: 1) is there a regular distribution of the two different kinds of oil-droplets within the mosaic, 2) at what stage during development do the oil-droplets appear, and in what sequence, 3) what are the structural changes in the oil-droplet during light and dark adaptation.

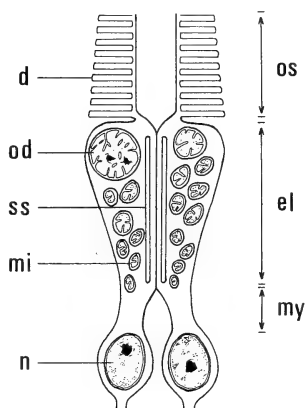


FIG. 2.

Diagram of twin-cones.

Note: ellipsoid with oil-droplet, mitochondrial size-gradient and subsurface membranes.

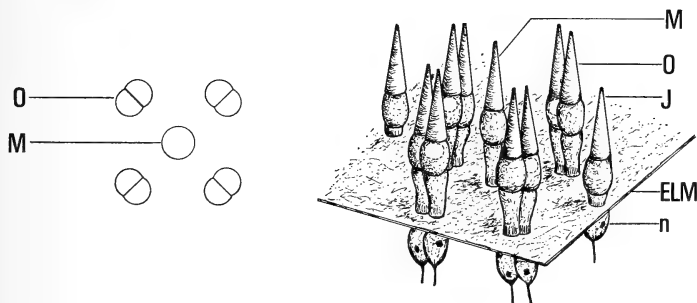


FIG. 3.

Mosaic unit.

The rods occupy the spaces between the cones and are not shown.

Left: cross-section through ellipsoids.

Right: three-dimensional representation.

RESULTS

The preliminary results obtained so far are the following: In the central part of the adult light-adapted eye one member of each twin-cone has been found to contain an oil-droplet which may correspond with the vesicular type described by BERGER (1965) (Fig. 4 a). It is located in the most scleral part of the ellipsoid close to the junction with the outer segment. The oil-droplet is spherical or oval in outline and usually occupies the total width of the ellipsoid. It is double membrane-bounded, the inner membrane giving rise to numerous branched tubular cristae similar to those of the mitochondria. Very electron-dense fibrous material is often present. These oil-droplets will be termed "cristate oil-droplets". Electron-dense oil-droplets, which correspond with the matrix-type described by BERGER (1965) have been observed in adjacent regions (fig. 4 b). Thus the two types of oil-droplets are distributed regionally and not regularly within the mosaic units.

In the newly-born *Lebistes* (30th embryonic day, stage 9) fully developed cristate oil-droplets have been found in the central part of the light-adapted eye

FIG. 4.

Electron-micrographs of junctional zone between outer segment and ellipsoid of twin-cones showing:

- a) cristate oil-droplet b) matrix-type oil-droplet
 $\times 12\,000$.

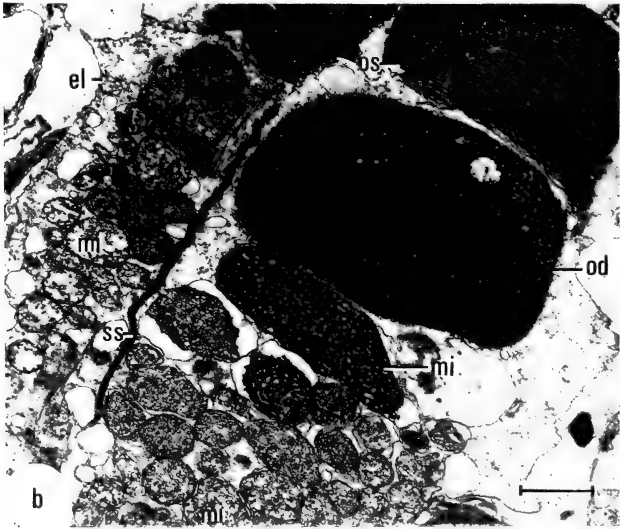
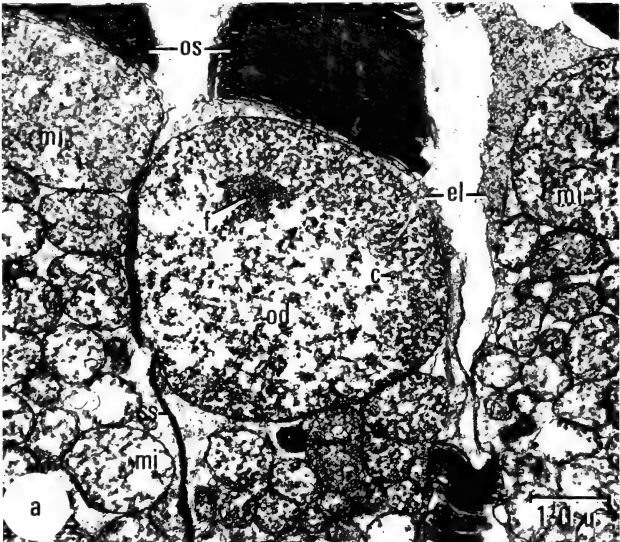
Fixed in glutaraldehyde, postfixed in osmium tetroxide, embedded in Araldite, sectioned with LKB III ultratome, stained with uranyl acetate and lead citrate and viewed with Hitachi HS 7 electron-microscope.

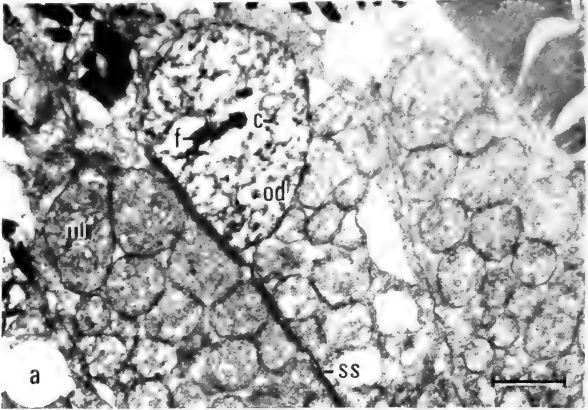
FIG. 5.

Electron-micrographs showing cristate oil-droplets
 a) newly born b) 20-day-old embryo (stage 7).
 $\times 12\,000$.

Abbreviations for all figures

c	= cristae	my	= myoid
d	= disk	n	= nucleus
el	= ellipsoid	O	= outer cone
ELM	= external limiting membrane	od	= oil-droplet
f	= fibrous material	os	= outer segment
J	= inner cone	pe	= pigment epithelium
M	= middle cone	pg	= pigment granules
mi	= mitochondrion	ss	= subsurface membranes





(fig. 5 a). This contrasts with the findings of BERGER (1965) who states that they are not yet present at this stage of development.

The eyes of 20-day-old embryos (stage 7) revealed in the central region the presence of cristate oil-droplets, although they are not yet fully developed (fig. 5 b). They show many similarities with the adjacent mitochondria, but they are much larger. Their cristae have started to separate and become more branched; the mitochondrial matrix is less evident. Some electron-dense fibrous material has started to appear. — Stage 7 is also the first stage that shows (with the light microscope) fully differentiated photoreceptors in the light adapted position (KUNZ 1971 b). The adult female has a transparent patch in the posterior part of the abdominal wall, so that the fish, already as embryos, are subjected to a daylight and night cycle. — For description of stages and detailed embryonic development see KUNZ (1963, 1964, 1971 a).

As yet we have no results regarding structural changes of the oil-droplets during light and dark adaptation.

From the preliminary investigations it seems likely that the cristate oil-droplets start to develop before the 20th embryonic day. It would appear that they are formed by modification of scleral-end mitochondria. The structure of the oil-droplet in *Lebistes* does not correspond with the electron-microscopical observations of oil-droplets in the frog, gecko and lizard (PEDLER AND TANSLEY 1962). It seems, therefore, possible that the oil-droplet in *Lebistes* is in fact just a specialized, giant mitochondrion.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Retina des viviparen *Lebistes reticulatus* besitzt Einzel- und Zwillingszapfen in gestaffelter Anordnung. Ein Glied jedes Zwillingszapfens enthält im Ellipsoid eine sogenannte Oelkugel. Diese Oelkugel wurde elektronenmikroskopisch untersucht. Es wurde gefunden, dass im adulten Auge zwei Arten von Oelkugeln — "Cristate Type" und "Matrix Type" — regional verteilt sind. Der "Cristate Type" tritt als erster während der Ontogenese auf, und zwar in den eben differenzierten Zapfen des 20-tägigen Embryos.

RÉSUMÉ

La rétine de *Lebistes reticulatus*, téléostéen vivipare, contient des cônes simples et jumeaux, disposés par étages. Un membre de chaque cône jumeau

possède une goutte huileuse dans le segment interne. Cette goutte huileuse a été étudiée au moyen du microscope électronique. Il a été trouvé que deux sortes de gouttes — type matrix et type crête — sont distribuées régionalement dans la rétine adulte. La goutte de type crête est la première à paraître au cours du développement. Elle est présente dans un embryon de 20 jours, c'est-à-dire au stade où les cônes viennent d'être différenciés.

BIBLIOGRAPHY

- BERGER, E. R. 1965. *Mitochondria genesis: The de novo formation and differentiation of mitochondria in Lebistes photoreceptor inner segments. Ph. D. Thesis, Univ. Calif.*
- KUNZ, Y. 1963. Die embryonale Harnblase von *Lebistes reticulatus*. *Rev. suisse Zool.* 70: 291-297.
- KUNZ, Y. W. 1971a. Histological study of greatly enlarged pericardial sac in the embryo of the viviparous teleost *Lebistes reticulatus*. *Rev. suisse Zool.* 78: 187-207.
- KUNZ, Y. W. 1971b. Distribution of lactate dehydrogenase (and its E-isozymes) in the developing and adult retina of the guppy (*Lebistes reticulatus*). *Rev. suisse Zool.* 78: 761-776.
- MÜLLER, H. 1952. Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy (*Lebistes reticulatus*). *Zool. Jb. (Physiol.)* 63: 275-324.
- MÜLLER, H. 1954. Die Dunkeladaptation beim Guppy (*Lebistes reticulatus* P.). *Zs. f. vgl. Physiol.* 37: 1-18.
- PEDLER, C. and K. TANSLEY. 1962. The fine structure of the cone of a diurnal gecko (*Phelsuma inunquis*). *Exp. Eye Res.* 2: 39-47.
- WALLS, G. L. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. *Cranbrook Inst. Science, Bloomfield, Hills, Mich.*
-

Yvette W. Kunz and C. Regan. — Histochemical investigations into the lipid nature of the oil-droplet in the retinal twin-cones of *Lebistes reticulatus* (Peters). (With 5 figures)

Department of Zoology, University College, Dublin (Ireland).

Histological investigations with the light and electron-microscope refer to an oil-droplet in the twin-cone of the viviparous *Lebistes reticulatus* (MÜLLER 1952, 1954; BERGER 1965). The oil-droplet is found only in one member of each twin-cone, and is situated at the scleral end of the inner segment (fig. 2). The distribution of the oil-droplet containing cones is regular within the cone-mosaic (see fig. 3 in KUNZ and WISE 1973). According to BERGER (1965) the droplets are colourless.

Oil-droplets have not been observed in any other teleostean retina. They are, however, characteristic of many amphibian, reptilian and avian cones, where they are yellow or orange or red, or colourless. Coloured droplets are associated with diurnal vision; colourless droplets are found in nocturnal, crepuscular and fossorial species. Light must pass through the oil-droplets to enter the sensitive cone outer segments. The coloured droplets are, therefore thought to constitute intraocular filters and as such to increase contrast, reduce glare and lessen chromatic aberration, which would result in an increased visual acuity (WALLS 1942). The colourless droplets may serve as focusing lenses (DETWILER 1943). In the chick retina three types of oil-droplets — red, orange and greenish-yellow — are found. Retinal extracts yielded three different carotenoids; it was concluded that each cone concentrates one type of carotenoid in its droplet. A similar situation was found in the retina of the turtle *Clemmys insculpta* (WALD and ZUSSMAN 1937, 1938). When the oil-droplets begin to appear in the chick embryo (13/14th day) they are colourless; they become coloured on the 15th day (COULOMBRE 1961).

Since the oil-droplet in *Lebistes reticulatus* has been so named without proof of its lipid nature, we decided to subject it to various histochemical tests.

MATERIAL AND METHODS

Fixed, as well as unfixed, kryostat sections of whole heads were used. Different staining methods were employed according to the diagram shown below (fig. 1). Unless otherwise stated, the eyes used were light-adapted. In this condition, the

Fig. 1

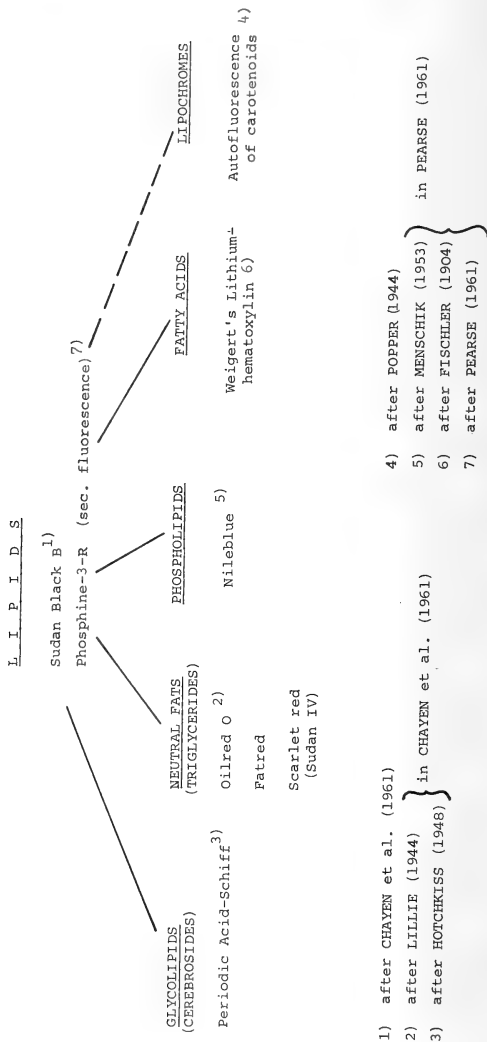


FIG. 1.

Histochemical methods used for lipid tests.

ellipsoids of the rods are overlaid with pigment granules, and their staining reaction cannot, therefore, be ascertained.

RESULTS

The first stain employed was Sudan Black B, a general lipid stain. Moderate staining was observed in the rod outer segments. In the cone outer segments and ellipsoids the staining was weaker. This stain did not show the oil-droplet (fig. 3). Treatment with Phosphine-3-R, a fluorochrome for lipids, showed a strong reaction in the rod outer segments and in the cones. The region of the oil-droplet did not react differently. Autofluorescence, which would be expected from carotenoids dissolved in lipids, did not occur in the region of the oil-droplets.

Although the results obtained so far were negative with regard to the oil-droplet, we proceeded to stain for specific lipid components. Oil red O was shown to react only with the outer segments of the rods; the cones did not retain the stain. The results with Fatred and Scarlet Red/Sudan IV corresponded with those obtained with Oilred O. With Nileblue, the outer segments of the rods and cones stained strongly and the ellipsoids of the cones weakly. The oil-droplet was not evident (fig. 4). Periodic Acid-Schiff failed to stain the cones. A reaction was observed, however, in the outer segments of the rods. Weigert's Lithium Hematoxylin did not react with the photoreceptors.

Unmasking of the lipids was now attempted. The "burnt Sudan Black B" method yielded a strong reaction in the rod outer segments and a moderate reaction in the cones. The coloration was much more pronounced than with the ordinary Sudan Black B method. For the first time the oil-droplet became visible, as a colourless vacuole bounded by a distinct membrane. The dark-adapted eye was also tested with the "burnt Sudan Black B" method. The rod outer segments stained heavily and the ellipsoids lightly. The cones showed also a positive reaction. The region of the oil-droplet could not be tested since it was occluded by the rods (which move vitreally during dark-adaptation).

To summarise our results: it emerges that the cones of *Lebistes* stain diffusely for lipids (probably phospholipids), without selectively staining the region of the structure hitherto called oil-droplet. This brings *Lebistes* back into line with all other teleosts tested. According to WALLS (1942) the oil-droplet was "lost" during the evolution of fishes: oil-droplets are present in the photoreceptors of the coelacanth, dipnoi and chondrostei, but they are absent in the holostei and teleostei.

What then is this large, spherical structure at the scleral end of the ellipsoid? From our preliminary electron-microscopical investigations it would seem that it could be a modified, giant mitochondrion (KUNZ and WISE, 1973). Retinal

smears, subjected to Janusgreen B, a vital stain for mitochondria, showed that the "oil-droplet" stains similarly to the ellipsoidal mitochondria (fig. 5). Future lines to be pursued will, therefore, involve the isolation of total mitochondrial fractions and subsequent segregation of these fractions in an attempt to obtain an "oil-droplet"-rich fraction. This would enable a comparison — between "oil-droplets" and normal mitochondria — of characteristics such as oxygen utilisation, spectra difference and DNA- and RNA-composition.

ZUSAMMENFASSUNG

Die sogenannte Oelkugel im Zwillingszapfen der *Lebistes*-Retina wurde histochemisch untersucht. Keine der gebräuchlichen Methoden ergab eine positive Reaktion für Fettstoffe. Es wird deshalb vorgeschlagen, dass es sich bei der "Oelkugel" um ein, vielleicht spezialisiertes, Riesen-Mitochondrion handeln könnte.

FIG. 2.

Micrograph of *Lebistes* retina, stained with toluidene blue, to show oil-droplets in twin-cones (outer cones).

FIG. 3.

Kryostat section of same region as in fig. 2, stained with Sudan Black B.

FIG. 4.

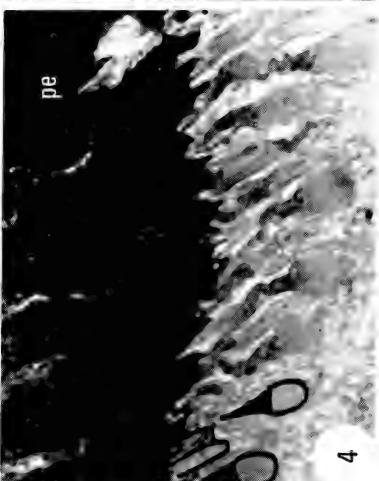
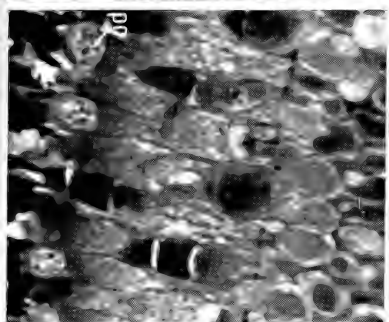
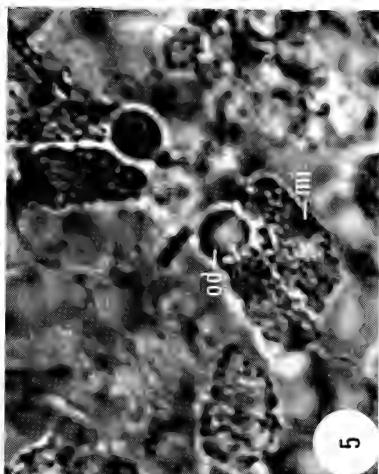
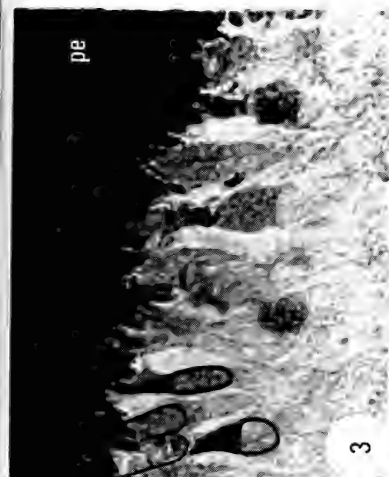
As fig. 3 but stained with Nileblue.

FIG. 5.

Retinal smear treated with Janusgreen B.
Note staining of mitochondria and oil-droplet.

ELM = external limiting membrane
J = inner cone
M = middle cone
mi = mitochondrion

O = outer cone
od = oil-droplet
pe = pigment epithelium



RÉSUMÉ

La prétendue goutte huileuse des cônes jumeaux de la rétine de *Lebistes reticulatus* a été étudiée au moyen de méthodes histochimiques. Aucune méthode classique spécifique pour les lipides n'a donné un résultat positif. Les auteurs suggèrent que la "goutte huileuse" pourrait être une mitochondrie géante spécialisée.

BIBLIOGRAPHY

- BERGER, E. R. 1965. *Mitochondria genesis*: The *de novo* formation and differentiation of mitochondria in *Lebistes* photoreceptor inner segments. *Ph. D. Thesis, Univ. Calif.*
- CHAYEN, J., L. BITENSKY, R. BUTCHER and L. POULTER. 1961. A Guide to Practical Histochemistry. *Oliver and Boyd, Edinburgh.*
- COULOMBRE, A. J. 1961. Cytology of the Developing Eye. *Intern. Rev. Cytol.* 11: 161-194.
- DETWILER, S. R. 1943. Vertebrate Photoreceptors. *Macmillan, N.Y.*
- KUNZ, Y. W. and C. WISE. 1973. Ultrastructure of the "oil-droplet" in the retinal twin-cone of *Lebistes reticulatus* (Peters). Preliminary results. *Rev. suisse Zool.* 80: 694-698.
- MÜLLER, H. 1952. Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy (*Lebistes reticulatus*). *Zool. Jb. (Physiol.)* 63: 275-324.
- MÜLLER, H. 1954. Die Dunkeladaptation beim Guppy (*Lebistes reticulatus*). *Zs. f. vgl. Physiol.* 37: 1-18.
- PEARSE, E. A. G. 1961. Histochemistry, Theoretical and Applied. *Churchill, London.*
- WALD, G. and H. ZUSSMAN. 1937. Carotenoids of the chicken retina. *Nature* 140: 197.
- WALD, G. and H. ZUSSMAN. 1938. Carotenoids of the chicken retina. *J. Biol. Chem.* 122: 449-460.
- WALLS, G. L. 1942. The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation. *Cranbrook Inst. Science., Bloomfield Hills, Mich.*
-

J. Achermann und P. Tardent. — Untersuchungen zum Problem des Nematocyten-Nachschubs bei *Cladonema radiatum* (Hydrozoa). (Mit 3 Abbildungen und einer Tabelle.)

Zoolog. Institut, Universität Zürich.

1. EINLEITUNG

Die ausgereiften Nesselzellen (Nematocyten, Cnidocyten) der Hydrozoen werden in den Tentakeln zum Verbrauch bereitgestellt. Sie entstehen jedoch in einiger Entfernung von ihrem Verbrauchsort aus interstitiellen Zellen (I-Zellen). Bei den solitär lebenden Polypen, z. B. *Hydra*, differenzieren sich die Nesselzellen im Rumpfektoderm (SLAUTTERBACK und FAWCETT, 1959; ZUMSTEIN und TARDENT, 1971; ZUMSTEIN, 1973), bei den kolonialen Polypen in den Stolonen (GÜNZL, 1971) und bei den Hydromedusen im Nesselring an der Basis der Tentakel (HAUENSCHILD, 1957) und an der Manubriumspitze. Vom Produktionsort, wo immer dieser auch liegt, wandern sie durch die Interzellularräume des Ektoderms in die Tentakel. Dabei bewegen sie sich mit Hilfe von Pseudopodien (HAUENSCHILD, 1957; TARDENT und EYMANN, 1959; GÜNZL, 1971) vorwärts, wobei der stumpfe Basalpol der Kapsel in die Bewegungsrichtung weist.

Die notwendige Wanderung der Nematocyten vom Bildungs- resp. Differenzierungs- zum Verbrauchsort wirft die interessante Frage auf, ob sich dieser Nachschub unabhängig vom Ausmass des Verbrauchs nach einem starren Programm abspielt, oder ob er vom Organismus regulatorisch gesteuert werden kann. Aus den Arbeiten, die sich bisher zu diesem Problem geäußert haben, geht hervor, dass ein verstärkter Verbrauch von Nematocyten in den Tentakeln eine Intensivierung des Nachschubs neuer Zellen zur Folge hat. Nach HAUENSCHILD (1957) sind bei der Meduse von *Eleutheria dichotoma* für die Aktivierung des Nachschubs Futtertiere oder Extrakte von solchen notwendig. Er nimmt an, dass Chemorezeptoren am Tentakel durch den Artemienextrakt angeregt werden und für die Bildung eines Aktivierungsfaktors verantwortlich sind. Dieser erhöht die Nematocytenproduktion und dient als richtungsweisendes Element für die wandernden Nematocyten. GÜNZL (1971) konnte nach Fütterung der Polypen von *Dipurena reesi* eine gegenüber hungernden Kontrollpolypen erhöhte Anzahl Nematocyten im Rumpf feststellen. Bei *Hydra attenuata* verbrauchten ZUMSTEIN und TARDENT (1971) und ZUMSTEIN (1973) durch chemisch-mechanische Reizung selektiv Stenotelen (Penetranten). Allein der experimentelle Verbrauch dieses

Nesselzelltyps, ohne Mitwirkung von Futtertieren oder deren Komponenten, hatte eine vermehrte Intensivierung der Stenotelendifferenzierung und deren Einwanderung in die Tentakel zur Folge. Diese Angaben deuten auf eine wenigstens quantitative Steuerung der Produktion, sowie des Nachschubs der Nematocyten hin.

In der vorliegenden Arbeit wird nach Messung und Auszählen der Stenotelen in den verschiedenen Regionen der Polypenkolonie von *Cladonema radiatum* die Steuerung des Nachschubs dieser Nesselzellart vom Stolo in die Tentakel untersucht. Wie GÜNZL (1971) bei *Dipurena reesi*, verfolgten wir das Ausmass des Nachschubs aus den Stolonen in die Tentakel durch Auszählung der das Rumpfektoderm durchwandernden Nesselzellen. Ziel dieser Untersuchungen war einerseits, den zeitlichen Ablauf des Regulationsgeschehens zu ermitteln. Andererseits galt es festzustellen, ob der Nachschub in gleicher Weise reguliert wird, wenn der Verbrauch der Nematocyten in den Tentakeln durch den Fütterungsakt oder durch mechanische Reizung der Tentakel erfolgt.

2. MATERIAL UND METHODE:

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an Stolonen und Polypen von *Cladonema radiatum* Dujardin (Capitata, Athecata) durchgeführt. Die ursprünglich aus dem Golf von Neapel stammenden Kolonien hielten wir in Halbrundschalen von 0,4 Liter Inhalt, die mit künstlichem Meerwasser (Salinität 1,028; Handelsmarke: Riff) beschickt waren. Die Kulturen wurden bei 18° C gehalten und zweimal wöchentlich mit Nauplii von *Artemia salina* gefüttert. Um die Grösse und das Verteilungsmuster der Stenotelen zu ermitteln, quetschten wir von den Kolonien isolierte Stolostücke und Polypen unter einem Deckglas (Abb. 1). Die Stenotelen konnten so ausgezählt und mit Hilfe eines Messokulars bei 1000-facher Vergrösserung gemessen werden (Länge der Kapsel).

Für die Untersuchungen über die Wanderung der Stenotelen wurden für jede Versuchsserie von ein und derselben Kolonie gleichviel Versuchs- wie Kontrollpolypen isoliert. Die beiden Gruppen waren stolonial nicht miteinander verbunden; eine physiologische Beeinflussung der Kontrolltiere durch gefütterte und gereizte Versuchspolypen liess sich dadurch vermeiden. Die letzte Fütterung erfolgte jeweils 3 Tage vor Versuchsbeginn. Die Nematocyten im Rumpfektoderm der Polypen zählten wir wiederum an Quetschpräparaten aus. Für die ersten Versuche wurden in dieser Weise insgesamt 124 Polypen untersucht. Von diesen waren 56 gefüttert, 68 ungefüttert (Kontrollen). Für die zweite Versuchsreihe betrug die Anzahl untersuchter Polypen 124, davon waren zuvor 48 mechanisch gereizt worden, während die restlichen 68 (Kontrollen) keiner Behandlung unterworfen wurden.

3. RESULTATE:

3.1. Grösse und Verteilungsmuster der untersuchten Nematocyten.

Für die Untersuchungen dienten die Stenotelen (Penetranten), die bei geeigneter mikroskopischer Vergrösserung in allen Regionen der Polypenkolonie gut sichtbar sind und fehlerlos identifiziert werden können (Abb. 1). Sie gleichen

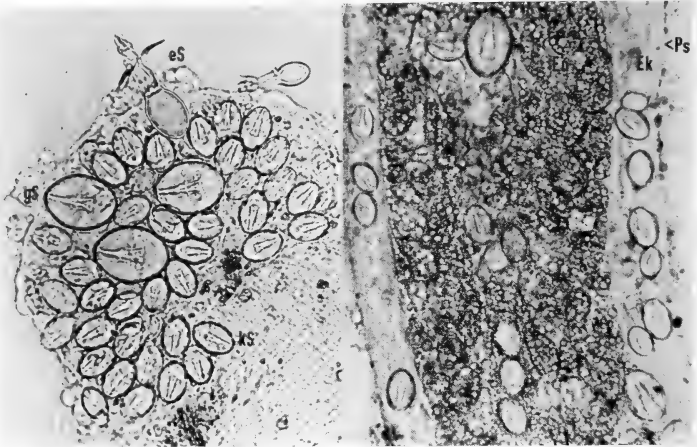


ABB. 1.

Mikroskopische Quetschpräparate a) eines Tentakelknopfes (Vergr. 600 \times), b) eines Stolistückes (Vergr. 550 \times) mit kleinen (kS) und grossen Stenotelen (gS); Abb. 1a oben: 2 entladene Stenotelen (eS).

Ek = Ektoderm; En = Entoderm; Ps = Perisarc.

morphologisch den Stenotelen von *Hydra attenuata* (SLAUTTERBACK und FAWCETT, 1959), sind jedoch etwas schlanker und an beiden Enden deutlich abgerundet. Wie bei *Hydra attenuata* (RICH und TARDENT, 1969) lassen sich auch bei den Polypen von *Cladonema radiatum* innerhalb dieses Nematocyten-Typs 2 Grössenklassen unterscheiden (Abb. 1 und 2). Die kleinen Stenotelen haben eine mittlere Länge von 15,45 μm ($\pm 0,73$), die grossen eine solche von 24,66 μm ($\pm 1,84$).

Auszählungen der Stenotelen in verschiedenen Bereichen der Polypenkolonie (Stolo, Tentakel) ergaben, dass die relative Häufigkeit der beiden Grössenklassen konstant ist (Tab. 1). Die kleinen sind mit 85%, die grossen mit einer Häufigkeit von 15% vertreten. Diese Abgrenzung der beiden Kapselgrössen

voneinander, wie auch das konstante Verhältnis der beiden Grössen zueinander weisen darauf hin, dass die beiden Stenotelengrössen 2 klar unterscheidbare Differenzierungszustände darstellen. Während die relativen Werte eine statistisch gut gesicherte Konstanz zeigen, variiert die absolute Zahl der in verschiedenen Bereichen der Kolonie vorhandenen Stenotelen stark. Diese Variabilität manifestiert sich bei Vergleichen zwischen verschiedenen Individuen. Einzig innerhalb ein und desselben Polypen sind die Stenotelen regelmässig auf die einzelnen Tentakel verteilt.

TABELLE 1

*Prüfung der Konstanz im Verhältnis zwischen kleinen und grossen Stenotelen im Stolo und in den Tentakeln
(t-Test nach STUDENT)*

n = gesamthaft ausgezählte Stenotelen

	Stolo (n = 5891)	Tentakel (n = 3027)
\bar{x} % kleine Stenotelen	85,547	85,427
\bar{x} % grosse Stenotelen	14,453	13,537
Stand. error (95%)	1,367	0,741
t-Test	P < 1 %	

3.2. Der Nachschub der Nematocyten vom Stolo in die Tentakel:

Die in den Tentakeln beim Beutefang oder durch mechanische Behandlung verbrauchten Nematocyten können nicht an Ort und Stelle produziert, resp. differenziert werden. Sie müssen durch neue aus dem Stolo nachfolgende Zellen ersetzt werden (GÜNZL, 1971). Die wanderungsbereiten Nematocyten verlassen den Produktionsort d.h. das Stolonialsystem und wandern durch das Ektoderm des Rumpfes und der Tentakel (GÜNZL, 1971). Auf dieser Wanderung benützen sie die Interzellularräume des ektodermalen Epithels. Da sie dort deutlich in Erscheinung treten, lassen sie sich leicht verfolgen. Die Anzahl der in einem bestimmten Zeitpunkt im Rumpfektoderm der Polypen vorhandenen Nesselzellen vermittelt ein Bild über die momentane Intensität der Wanderung dieser Zellen vom Stolo in die Tentakel. Im Rumpfektoderm von *Cladonema* liegen nämlich keine stationären Nematocyten vor.

In den folgenden Versuchen konnte diese Situation ausgenützt werden zur Prüfung der Frage, ob ein erhöhter Verbrauch von Nematocyten in den Tentakeln eine kompensatorische Intensivierung des Nachschubs zur Folge hat oder nicht. Nach der Auswahl und Ausscheidung von Kontroll- und Versuchspolypen

fütterten wir letztere mit je 2 Nauplii von *Artemia salina*. Die unter identischen Bedingungen gehaltenen Kontrolltiere dagegen erhielten kein Futter. Vor der Fütterung, sowie 6, 12, 18 bzw. 24 St. nachher wurde die Zahl der im Rumpfekto-
derm der Polypen erscheinenden Stenotelen bei den Versuchs- und Kontroll-

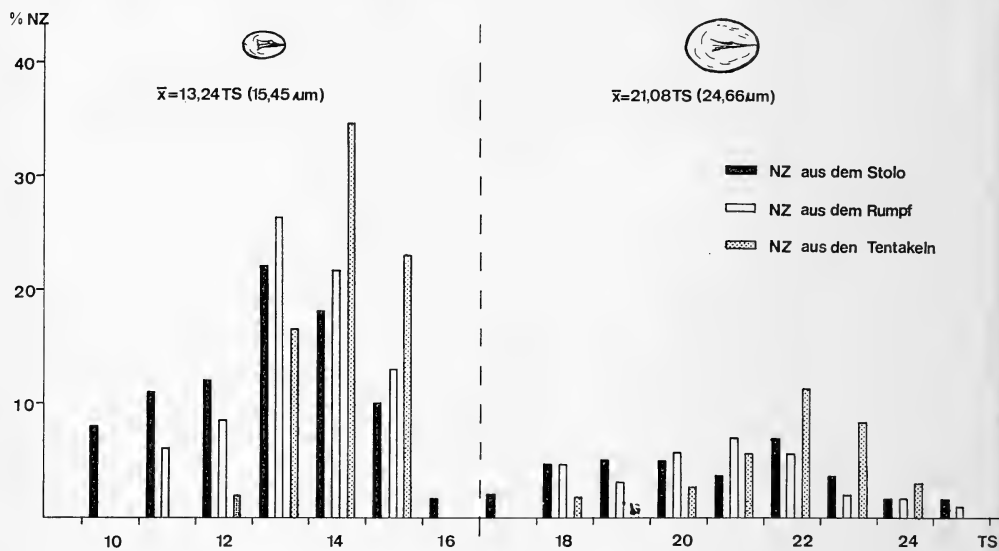


ABB. 2.

Größenklassen der Stenotelen von *Cladonema radiatum*-Polypen.

Abzisse: Länge der Stenotelenkapseln ($n = 1318$) ausgedrückt in Teilstrichen (TS) des Messo-
kulars; 1 TS = $1,17 \mu\text{m}$.

Ordinate: % Häufigkeit der Stenotelen verschiedener Grössen.

\bar{x} = mittlere Grösse aller kleinen (10—16 TS), bzw. aller grossen (17—25 TS) Stenotelen;
in Klammer Grösse in μm .

— — — Nach der Messung gezogene Grenze zwischen kleinen und grossen Stenotelen
NZ = Nesselzellen.

polypen ausgezählt. Die Ergebnisse (Abb. 3 a) zeigen, dass der Fütterungsakt nach 6, 12 und 18 St. eine deutliche Intensivierung der Zuwanderung Richtung Tentakel zur Folge hat, wenn man die Werte mit denjenigen der Kontrollen vergleicht. Dieser Befund beantwortet jedoch die Fragen nicht, ob diese Intensivierung allein durch den besseren Fütterungszustand der Versuchstiere ausgelöst wird, oder ob sie die direkte Folge des durch den Fütterungsakt bedingten Verbrauchs von Stenotelen in den Tentakeln ist.

In einer zweiten, der Klärung dieser Frage dienenden Versuchsreihe wurden die in den Tentakeln der Versuchstiere vorhandenen Stenotelen nicht mittels eines Fütterungsaktes, sondern rein mechanisch durch Reizung mit einer Glas-

nadel zur Entladung gebracht (ZUMSTEIN, 1973). Abb. 3 b zeigt, dass auch in diesem Fall 6, 12 resp. 18 St. nach künstlichem Verbrauch der Stenotelen eine deutliche Zunahme wandernder Nematocyten im Rumpf zu beobachten ist. Die

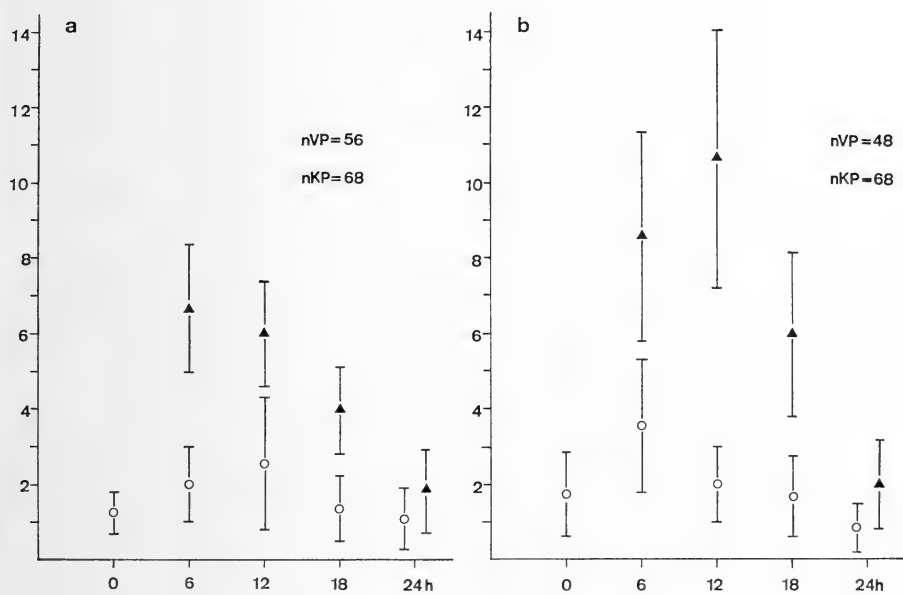


ABB. 3.

Zahl der im Rumpfektoderm wandernden Stenotelen der Polypen infolge Verbrauchs von Stenotelen in den Tentakeln:

a) Durch Fütterung von 2 Larven von *Artemia salina*.

b) Durch mech. Reizung mit einer Glasnadel.

Abszisse: Zeit nach Verbrauch der Stenotelen.

Ordinate: Absolute Zahl der im Rumpfektoderm gefundenen Stenotelen. Aufgeführt sind jeweils Mittelwerte und standart error (95%).

▲ Versuchspolypen (VP) (Verbrauch von Stenotelen).

○ Kontrollpolypen (KP) (kein Verbrauch von Stenotelen).

nVP/nKP = Anzahl untersuchter Versuchs- bzw. Kontrollpolypen.

Uebereinstimmung der Ergebnisse mit dem ersten Versuch beweist, dass nicht die Anwesenheit von Futterorganismen oder von diesen ins Wasser entlassene stoffliche Faktoren für die Intensivierung des Nachschubs verantwortlich sind, sondern einzig und allein der Verbrauch d. h. die Entladung der Nematocyten in den Tentakeln. Ein Ersatz von verbrauchten Nesselkapseln ist demzufolge auch dann sichergestellt, wenn beim Beutefang das Beutetier wieder verloren geht, oder Nematocyten beim Berühren von Objekten abgefeuert werden, welche nicht die Bedeutung von Beuteorganismen haben.

4. DISKUSSION:

Der Verbrauch von Nematocyten in den Tentakeln, sowohl infolge des natürlichen Fütterungsaktes, als auch nach mechanischer Reizung der Tentakel bewirkt eine Intensivierung der Nesselzellwanderung aus den Stolonen via Polypenrumpf in die Tentakel. Die durch mechanische Reizung induzierte Wanderung ist intensiver als die auf eine Fütterung folgende (vergl. Abb. 3 a und b). Die Zahl der in beiden Fällen verbrauchten Stenotelen wurde nicht ermittelt. Möglicherweise beruht die intensivere Zuwanderung nach mechanischer Reizung auf einem entsprechend erhöhten Verbrauch. Bereits nach 6 Stunden können im Rumpfektoderm der Versuchspolypen signifikant mehr Nesselzellen nachgewiesen werden als bei den Kontrolltieren. Die gerichtete Wanderung auf den Verbrauchsort hin muss im Stolo schon vor diesem Zeitpunkt eingesetzt haben. Die vom Tentakel ausgehende Information, durch die wanderungsbereite Stenotelen im Stolo mobilisiert werden, wirkt sehr rasch. Diese Befunde decken sich mit den Ergebnissen ähnlicher Untersuchungen an anderen Objekten (LENHOFF und BOVAIRD, 1961; ZUMSTEIN und TARDENT, 1971; ZUMSTEIN, 1973). TARDENT und MORGENTHALER (1966) konnten bei Regeneraten von *Hydra attenuata* bereits 3 St. nach Versuchsbeginn markierte, ins Regenerat eingewanderte Nematocyten nachweisen.

Die Zunahme der Nesselzellwanderung bei Verbrauch in den Tentakeln lässt auf das Vorhandensein eines Aktivierungsfaktors schliessen. Diese Vermutung wurde bereits von mehreren Autoren geäußert (HAUENSCHILD, 1957; TARDENT und EYMANN, 1959; GÜNZL, 1971). Ob dieser Faktor nervöser oder stofflicher Natur ist, konnte in keiner Arbeit mit Sicherheit entschieden werden. Doch wird allgemein das Vorhandensein einer Aktivierungssubstanz postuliert. Diese noch nicht definierte Substanz müsste beim Verbrauch von Nesselzellen freigesetzt oder gebildet werden und durch den Polypenrumpf ins Stolonialsystem diffundieren. Die Nematocyten, die in den Einflussbereich dieser aktivierenden Substanz kämen, würden ihre Wanderung nach einem vorübergehend von der Aktivierungssubstanz gebildeten Diffusionsgradienten richten. Wenn wir annehmen, dass die Aktivierungssubstanz aus dem Gewebe ausdiffundiert oder mit der Zeit inaktiviert wird, müsste ihre Wirkung nach einer gewissen Zeit nachlassen, d. h. die Zuwanderung müsste zum Stillstand kommen.

Selbst längere Zeit nach Verbrauch von Stenotelen in Tentakeln können jedoch wandernde Nematocyten im Stolo und in den Polypen gefunden werden. Dieser Befund legt die schon von GÜNZL (1971) geäußerte Vermutung nahe, dass die postulierte aktivierende Substanz die Wanderung der Nematocyten nicht auslöst, sondern lediglich aktiviert, beschleunigt und vor allem orientiert. Die Bildung oder das Freiwerden der Aktivierungssubstanz scheint nicht auf die

Tentakel beschränkt zu sein, denn Knospungs- und Regenerationszentren können in ähnlicher Weise eine gerichtete Wanderung der Nematocyten auslösen (TARDENT und EYMANN, 1959; TARDENT und MORGENTHALER, 1966; GÜNZL, 1971). Ob es sich dabei um die gleichen Faktoren handelt, bleibe vorläufig dahingestellt.

Das konstante Verhältnis zwischen grossen und kleinen Stenotelen deutet darauf hin, dass beide dem Einfluss der Aktivierungssubstanz in gleicher Weise unterstellt sind. Die unterschiedliche Anzahl Nesselzellen in den einzelnen Polypen andererseits weist darauf hin, dass der Aktivierungsstoff keinen Einfluss auf die zahlenmässige Verteilung der Stenotelen auf die Polypen haben kann. Dafür sind wohl andere Faktoren verantwortlich, welche die Gesamtproduktion der Nematocyten in der Kolonie steuern.

ZUSAMMENFASSUNG:

1. Die Stenotelen von *Cladonema radiatum* Dujardin liegen in zwei Grössenklassen vor. Die relative Häufigkeit der beiden Grössen ist in allen Regionen der Polypenkolonie konstant. Die absolute Häufigkeit der Stenotelen hingegen ist in den verschiedenen Regionen sehr unterschiedlich.
2. Der Verbrauch von Nematocyten in den Tentakeln führt zu einer Intensivierung des Nachschubs neuer Nesselzellen aus dem Stolonialesystem.
3. Die erhöhte Wanderungsintensität wird allein durch den Verbrauch der Kapseln und nicht durch Faktoren, die vom Beutetier ausgehen, ausgelöst.
4. Die Aktivierung des Nachschubs manifestiert sich 6, 12 und 18 Stunden sowohl nach Verbrauch der Nematocyten durch Fütterung, als auch nach Entladung der Kapseln durch mechanische Reizung.

LITERATUR

- GÜNZL, H. 1971. *Dipurena reesi* (Hydrozoa). Wanderung der Cnidoblasten in den Rhizostolonen. *Encyclopaedia Cinematographica*, Göttingen.
- HAUENSCHILD, C. 1957. Versuche über die Wanderung der Nesselzellen bei der Meduse von *Eleutheria dichotoma*. *Z. Naturf.* 125: 472-477.
- LENHOFF, H. M. and J. BOVAIRD. 1961. A quantitative chemical approach to problems of nematocyst distribution and replacement in *Hydra*. *Develop. Biol.* 3: 227-240.
- RICH, F. und P. TARDENT. 1969. Untersuchungen zur Nematocyten-Differenzierung bei *Hydra attenuata* Pall. *Rev. suisse Zool.* 76: 779-787.
- SLAUTTERBACK, D. L. and D. W. FAWCETT. 1959. The development of the cnidoblasts in *Hydra*. An electron microscope study of cell differentiation. *J. biophys. biochem. Cytol.* 5: 441-452.

- TARDENT, P. und H. EYMANN. 1959. Experimentelle Untersuchungen über den regenerationshemmenden Faktor von *Tubularia*. *Roux' Archiv* 151: 1-37.
- TARDENT, P. und U. MORGENTHALER. 1966. Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderung bei *Hydra attenuata* Pall. *Rev. suisse Zool.* 73: 468-480.
- ZUMSTEIN, A. und P. TARDENT. 1971. Beitrag zum Problem der Regulation der Nematocytenproduktion bei *Hydra attenuata* Pall. *Rev. suisse Zool.* 78: 705-714.
- ZUMSTEIN, A. 1973. Regulation der Nematocyten-Produktion bei *Hydra attenuata* Pall. *Roux' Archiv* (im Druck).

Peter Duelli. — Astrotaktisches Heimfindevermögen tragender und getragener Ameisen (*Cataglyphis bicolor* Fabr., Hymenoptera, Formicidae).¹ (Mit 5 Abbildungen.)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

1. EINLEITUNG

Ameisen aus der Unterfamilie der Formicinae, so Vertreter der Gattungen *Camponotus*, *Formica* (KNEITZ, 1964), *Rossomyrmex* (ARNOLDI, 1932) und *Cataglyphis* (FOREL, 1948; DELYE, 1957), tragen ihre Nestgenossen in einer charakteristischen Haltung (Abb. 1). Dabei hält die Trägerin (carrier) das getragene Tier (carried) an der Basis der Mandibeln fest. Die getragene Ameise hat die Extremitäten eingezogen und hängt mit der Bauchseite nach oben unter dem Kopf und Thorax des tragenden Tieres. SUDD (1967) vermutet aufgrund von Beobachtungen von FOREL (1948) an *Cataglyphis bicolor* und von DOBRZANSKA (1958) an *Formica rufa*, dass getragene Ameisen befähigt sein könnten, eine Sonnenkompass-Richtung zu erlernen. ARNOLDI (1932) beschreibt Raubzüge von *Rossomyrmex proformicarum*, bei denen Soldaten, die zu den überfallenen Nestern getragen worden waren, mit ihrer Beute den Heimweg fanden.

¹ Ich danke Herrn Prof. Dr. R. Wehner für die Durchsicht des Manuskripts sowie meiner Frau, Renate Duelli-Klein, und Fräulein Esther Geiger für die Hilfe bei den Freilandversuchen. Auch möchte ich dankend erwähnen, dass die Expedition nach Tunesien mit finanziellen Mitteln durchgeführt wurde, die die Mainzer Akademie der Wissenschaften und der Literatur Herrn Prof. Dr. R. Wehner zur Verfügung stellte. Die apparative Ausrüstung erfolgte mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Kredit Nr. 3.315.70.

Da bisher noch nicht feststeht, auf welche Weise Ameisen auf ihren zuweilen bogigen Futterläufen die Distanz der einzelnen Laufabschnitte registrieren, um dann geradlinig ihr Nest wieder zu finden, möchte die vorliegende Arbeit zeigen, dass Arbeiterinnen von *Cataglyphis bicolor* eine Richtung kennenlernen, in der sie passiv ohne eigenen Bodenkontakt transportiert worden sind. Thesen, nach denen die Ameisen beim Integrieren der verschiedenen gerichteten Laufabschnitte die « Schritte zählen » oder durch Messen des Energieverbrauches während der einzelnen Lokomotionsphasen aus den verschiedenen Laufazimuten einen



ABB. 1.

Cataglyphis bicolor zeigt das bei Formicinen typische Trageverhalten. Sowohl Beine wie Fühler des getragenen Tieres sind eingezogen. Die Kopfhaltung der getragenen Ameise stimmt bezüglich des Winkels zur Horizontalen mit derjenigen des tragenden Tieres überein.

Gesamtvektor berechnen, können zur Interpretation der hier vorgelegten Daten nicht herangezogen werden.

2. MATERIAL UND METHODEN

Die nestreichen Kolonien von *Cataglyphis bicolor*, die in den Halbwüsten Nordafrikas vor allem in der Nähe von Siedlungen vorkommt, erstrecken sich häufig über grosse Flächen den Strassen entlang. Futtersuchende Arbeiterinnen orientieren sich vorwiegend optisch (WEHNER, 1968, 1970; DUELLI, 1972).

Die Versuche fanden im Sommer 1972 in Maharès (Südtunesien) statt. Das Versuchsgelände besteht aus einer kahlen Sandfläche und ist völlig eben, so dass Landmarken als Orientierungsparameter nicht in Betracht kommen. Zwischen den einzelnen Nestern einer Kolonie herrscht intensiver, oft beidseitiger Transport von Adulttieren. Zwischen zwei Nestern, die 20 Meter voneinander entfernt genau in West-Ost-Richtung lagen, wurde in der Mitte bei 10 Meter eine Messkreis-

Markierung mit Gradeinteilung angebracht (Abb. 2). Dort wurden aus Nest A kommende Paare abgefangen, getrennt und nach ca. 1 Stunde auf einem über 600 Meter entfernten Testplatz in einem aufgemalten Koordinatennetz (Maschenweite 1 m) aufgelassen. Dadurch liessen sich sowohl Duft- wie Horizontmarken als Orientierungsparameter ausschliessen. Die Rückläufe von C (= carrier,

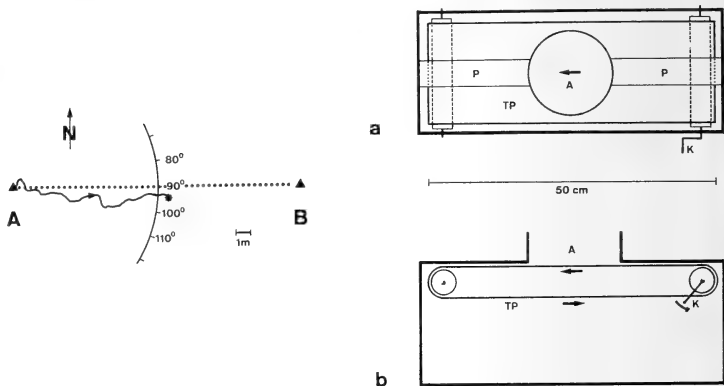


ABB. 2.

Versuchsnester A und B (Abstand 20 m).
Messkreis mit Winkelmarkierung (bei 90° Abstand von A und B 10 m)
mit dem Schnittpunkt eines Carrier-Auslaufes bei 94°. * = Fangpunkt.

ABB. 3.

Zwangsauslaufarena von oben (a) und von der Seite (b). Die Ameise integriert alle in der Plexiglasarena gelaufenen Strecken und Richtungen zu einem Vektor, dessen Länge der Umdrehungszahl des transparenten Plastikstreifens entspricht (1 Umdrehung = 1 m) und dessen Richtung (Azimut) durch die Stellung der Apparatur zur Nordrichtung gegeben ist. A = Arena, K = Kurbel, P = Plexiglasbrücke, TP = transparenter Plastikstreifen.

tragendes Tier) und Cd (= carried, getragenes Tier) wurden protokolliert und ihre Schnittpunkte mit Messkreisen bei 2 und 4 m Abstand vom Auflassungspunkt in einem Kreisdiagramm aufgetragen. Aus den zirkulär verteilten Richtungsangaben lassen sich statistisch (BATSCHLET, 1965) die mittleren Vektoren berechnen. Sie geben die mittlere Orientierungsrichtung sowie durch ihre Länge die Streuung der Werte an.

Um die Astrotaxis (zeitkompensierende Orientierung nach Sonnenazimut oder Polarisationsmuster des Himmels) zu isolieren, d. h. auch die nahe Umgebung als während des Laufes vorbeiziehende Landmarken aus dem Spiel zu haben, wurden in ergänzenden Versuchen die CC beim Nesteingang abgefangen, zu

einem Zeitpunkt also, zu dem die Cdd noch nicht wissen konnte, in welches Nest sie getragen werden sollten. Je ein Paar wurde in eine kleine Plexiglasarena (\varnothing 15 cm) gebracht, deren Boden aus einer auf zwei Rollen aufgespannten durchsichtigen Plastikfolie bestand (Abb. 3). Durch Drehen der Rollen konnte die Ameise gezwungen werden, in einem bestimmten Winkel zur Nordrichtung zu laufen. Die Apparatur stand in West-Ost-Richtung, so dass die CC ihren mehr

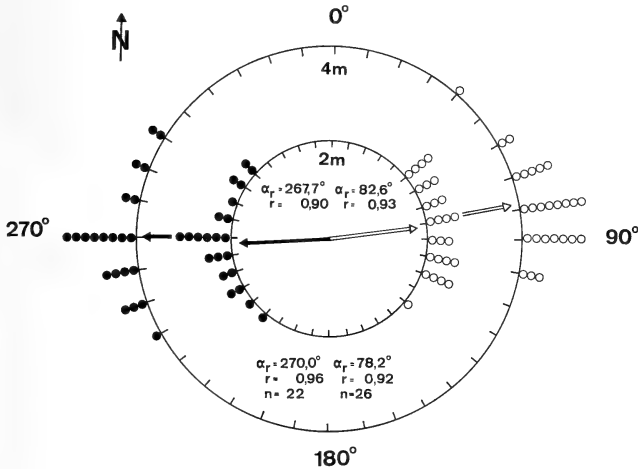


ABB. 4.

Testläufe der im Nestgelände 10 m nach Osten ausgelaufenen Paare. Die Carried (●) laufen nach Westen, d.h. in die Richtung des vermeintlichen Ausgangsnestes A, die Carriers (○) zum hypothetischen Ort des Zielnestes B. Von 28 Paaren begannen 6 Carried und 2 Carriers beim Auflassungspunkt sogleich mit spiralförmigen Suchläufen und erreichten den Messkreis 4 m innerhalb 3 Minuten nicht. α_r = durchschnittliche Rücklaufrichtung, r = Vektorlänge (Streuung), n = Anzahl Versuchstiere.

oder weniger geraden Lauf « am Ort » absolvierten. Nach 10 Meter wurden die Tiere getrennt und eine Stunde später ins Testfeld gebracht. Für die Cdd in der Arena hatte sich die Umgebung nicht bewegt. Die Windrichtung konnte nicht wahrgenommen worden sein, wodurch auch eine Anemomenotaxis (WEHNER und DUELLI, 1971) als Orientierungsparameter beim Testlauf ausser Frage stand.

3. ERGEBNISSE

Abb. 4 zeigt die Rücklaufwinkel der Testläufe nach 2 und 4 Meter Distanz vom Auflassungspunkt. Es steht fest, dass sich sowohl C wie Cd orientieren konnten.

Weiter ist ersichtlich, dass die CC alle dem Zielnest B im Osten zustrebten, während die orientierten Cdd ohne Ausnahme die Westrichtung zu ihrem Ausgangsnest A wählten.

Vergleicht man die beiden Vektoren, die die Durchschnittsrichtungen und Abweichungen vom angenommenen Sollwert darstellen, ergibt sich die erstaunliche Tatsache, dass die Cdd in ihrer Orientierungsgenauigkeit den CC, die ja einfach in der schon gelaufenen Richtung weiterliefen, nicht nachstehen. Die

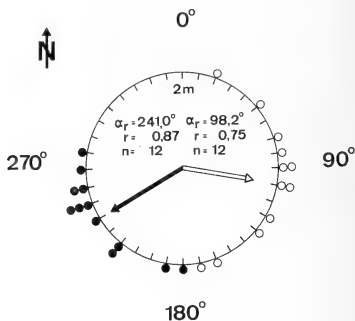


ABB. 5.

Testläufe der beim Nest abgefangenen und in der Zwangsauslaufarena 10 m gelaufenen Paare.

● = Carried; ○ = Carrier.

Da in beiden Fällen grosse Streuungen auftreten, sind diese als Folge der Versuchsanordnung anzusehen. Abkürzungen wie in Abb. 4.

Versuche mit der «Zwangsauslauf-Arena» entkräften den Einwand, die Cdd hätten den Rückweg schon von früheren Läufen her gekannt. Die Testläufe in Abb. 5 zeigen, dass die «am Ort» ausgetragenen Ameisen sich immer noch orientieren können, wenn auch wesentlich schlechter als die im Nestgelände getragenen. Da sich auch die CC in dieser Situation vergleichbar schlechter orientieren, scheint die grosse Streuung der Werte eine Folge der Versuchsanordnung zu sein.

Dass die getragenen Ameisen das Polarisationsmuster des Himmels während des Dressurlaufes ausgezeichnet wahrnehmen können, beweist eine Serie von 43 Photographien verschiedener C/Cd-Paaren. Abb. 1 zeigt, dass eine Cd den Himmel im gleichen Winkel zum Horizont sieht wie die Trägerin, nur schaut sie in die entgegengesetzte Richtung. Bei der graphischen Auswertung der Aufnahmen wurde der Scheitel jeder Ameise auf der Photographie mit der ventralen Mandibelbasis verbunden und der Winkel dieser Geraden zur Horizontalen gemessen. Die Durchschnittswinkel der Kopfhaltungen von CC und Cdd differieren

um lediglich 0.28° (CC: $41.4^\circ \pm 0.8^\circ$; Cdd: $41.2^\circ \pm 0.7^\circ$) und lassen sich statistisch nicht gegeneinander sichern ($p > 0.35$).

Nach den Versuchen wurden die Partner der einzelnen Paare in Bezug auf ihre Grösse und ihr relatives Alter verglichen. Da eine absolute Altersbestimmung nicht möglich ist (MEYER, 1971), dienen Thoraxfärbung und Ovariengrösse als Mass für das relative Alter. Nur 2 von 50 Cdd besaßen dunklere Thoraxfärbungen als ihre Trägerinnen, und bei nur 4 von 50 Cdd war die Ovariolenentwicklung weiter fortgeschritten als bei den zugehörigen CC.

4. DISKUSSION

Orientierungsversuche mit tragenden und getragenen Ameisen werden dadurch erschwert, dass gewaltsam isolierte Tiere sofort nach der Trennung mit spiralförmigen Suchläufen beginnen, um ihren Partner wieder zu finden. Werden die Ameisen jedoch nach dem Fang isoliert und erst nach etwa 1 Stunde aufgelassen, scheint die Homing-Stimmung über die Carrier-Stimmung zu dominieren. Die Tatsache, dass Suchläufe nicht immer mit Unorientiertheit gleichgesetzt werden können, machen eine Auswertung der Laufdistanzen problematisch, obschon die Frage nach der Registrierung der Laufdistanz durch die getragenen Tiere natürlich vom grossem Interesse wäre. Wurden die Ameisen erst nach 7-stündiger Trennung getestet, nahm die Zahl der Suchläufe stark zu. Die wenigen orientierten Versuchstiere zeigten jedoch, dass die getragenen Ameisen sowohl zu einer Zeitkompensation als auch zu einer Orientierung ausschliesslich nach dem Polarisationsmuster am Himmel befähigt sind.

Die biologische Bedeutung des Transports von Nestgenossen muss man normalerweise wohl in einer Verfrachtung von Innendiensttieren, Jungtieren oder Reservetieren aus zentralen, meist älteren Nestern in die peripheren, im Aufbau begriffenen Nester sehen, denen ein befruchtetes Weibchen fehlt.

Werden Träger und Getragene während ihres Laufes durch Ausseneinflüsse getrennt, so ist es sinnvoll, dass beide Tiere wieder in ein Nest zurückfinden. Noch viel wichtiger ist dieses Heimfindevermögen bei der Ausdehnung der Kolonie. Bei vielen Ameisenarten haben Einzeltiere, die eine günstige Stelle für die Neugründung einer Nestfiliale gefunden haben, die Möglichkeit, mit Hilfe von Verhaltenselementen und Pheromonen ihre Nestgenossen auf diese Stelle aufmerksam zu machen. Recruitment-Verhalten im Zusammenhang mit Nestumzügen beschreiben HOELLDÖBLER (1971) bei *Camponotus socius* und MOEGGLICH (1971) bei verschiedenen Ameisenarten. Bei *Cataglyphis bicolor* konnte bisher noch kein solches Recruitment beobachtet werden. Bei der Futersuche ist *Cataglyphis bicolor* nicht befähigt, Nestgenossen auf Futterquellen aufmerksam zu machen. Wie wir in anderem Zusammenhang in Tunesien feststellen konnten,

trägt eine *Cataglyphis bicolor*, die im Begriffe ist, eine Nestfiliale zu gründen, ihre Nestgenossen an die ihr zusagende Stelle. Die transportierten Nestgenossen holen dann ihrerseits wieder neue Ameisen aus dem Mutternest. Markierung von Aussendiensttieren über längere Zeiträume zeigen, dass es sich bei den getragenen Tieren in der Anfangsphase eines Nestumzuges um markierte Aussendiensttiere handelt, die sich morphologisch von den Trägern nicht unterscheiden. Beim Austragen von potentiellen Trägern ist es notwendig, dass diese das Ausgangsnest wieder finden. Damit scheint die Fähigkeit von *Cataglyphis bicolor*, die Laufrichtung auch im getragenen Zustand wahrzunehmen, von ausschlaggebender Bedeutung für die Ausbreitungsmöglichkeiten der Kolonien zu sein.

5. SUMMARY

Workers of the desert ant *Cataglyphis bicolor* carry their nestmates in typical formicine fashion. In photographs of 43 ants carrying an adult nestmate the head postures of each carrier and carried had been measured in accordance to the horizontal. No differences are found between the mean angles of carriers ($41.1^\circ \pm 0.8^\circ$) and carried ($41.2 \pm 0.7^\circ$; $p > 0.35$). In open field experiments performed in an area, where two nests were connected by inter-nest transports over a distance of 20 m (fig. 2), couples of carriers and carried have been captured after runs of 10 m. In a totally flat test area unknown to the ants the carried separated from their carriers are able to perform correct astromenotactic return runs in the presumed home direction (fig. 4). The carriers, however, head for the presumed nest of destination. The same result is obtained after training runs of 10 m performed on a transparent plastic folio which compensates the carriers's run by rotating at adequate velocities (figs. 3 and 5). The carried ant seems to be able to integrate azimuth and length of various run intervals during the training run, without touching the ground or seeing any surroundings passing by. The results are discussed regarding their biological significance.

LITERATUR

- ARNOLDI, K. V. 1932. Biologische Beobachtungen an der neuen paläarktischen Sklavenhalterameise *Rossomyrmex proformicarum*. *Z. Morphol. Okol. Tiere* 24: 319-326.
- BAISCHELET, E. 1965. Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. *Washington: The American Institute of Biological Sciences*.
- DELYE, G. 1957. Observations sur la fourmi saharienne *Cataglyphis bombycina* Rog. *Insectes sociaux* 4: 77-82.

- DOBZANSKA, J. 1958. Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants. *Acta Biol. Experiment.* 18: 55-67.
- DUELLI, P. 1972. The relation of Astromenotactic and Anemomenotactic Orientation Mechanisms in Desert Ants, *Cataglyphis bicolor*. In: *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods*, ed. by R. Wehner, Berlin, Heidelberg, New York: Springer; 281-286.
- FOREL, A. 1948. Die Welt der Ameisen. Zürich: Rotapfel Verlag.
- HOELDOBLER, B. 1971. Recruitment behaviour in *Camponotus socius*. *Z. vergl. Physiol.* 75: 123-142.
- KNEITZ, G. 1964. Saisonales Trageverhalten bei *Formica polyctena*. *Insectes sociaux* 11: 105-130.
- MEYER, E. 1971. Die Ausbildung von Ovar, Fettkörper und Labialdrüse bei verschiedenen Funktionstypen, Grössenklassen und Altersstufen von *Cataglyphis bicolor*. *Diplomarbeit am Zool. Inst. Univ. Zürich*.
- MOEGELICH, M. 1971. Nestumzugs- und Trageverhalten bei Ameisen. *Staatsexamensarbeit an der Univ. Frankfurt*.
- SUDD, J. H. 1967. An Introduction to the Behaviour of Ants. London: Arnold Ltd.
- WEHNER, R. 1968. Optische Orientierungsmechanismen im Heimkehrverhalten von *Cataglyphis bicolor*. *Rev. suisse Zool.* 75: 1076-1085.
- WEHNER, R. 1970. Die Konkurrenz von Sonnenkompass- und Horizontmarken-Orientierung bei der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor*. *Verh. d. Dtsch. Zool. Ges.* 16: 238-242.
- WEHNER, R. and P. DUELLI. 1971. The Spatial Orientation of Desert Ants, *Cataglyphis bicolor*, Before Sunrise and After Sunset. *Experientia* 27: 1364-1366.

H. Kleiber und B. Nievergelt. — Biberfrassspuren im Uferwald der Nussbaumer Seen (Thurgau). (Mit 5 Tabellen)

Arbeitsgruppe für Ethologie und Wildforschung. Zoologisches Institut und Museum der Universität Zürich

EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Am 6. Juni 1968 wurden durch die WWF-Sektion Bodensee und den Schweizerischen Bund für Naturschutz an den Nussbaumer Seen sechs Biber (*Castor fiber fiber*) ausgesetzt. Dieser Aussetzungsversuch scheint erfolgreich zu verlaufen. Feine Nagespuren, die der erste Autor feststellen konnte, belegen, dass in den Jahren 1969 und 1970 Jungtiere geworfen wurden.

Bei der vorliegenden Untersuchung ging es darum, festzustellen, welche Bäume nach Art, Dicke, Platz und Standort die Biber im Gebiet des Uferwaldes an- oder umnagten.

Die Arbeit wurde ausgeführt vom Mai bis September 1970 als Semesterarbeit des ersten Autors, der zweite Autor leitete die Untersuchung. Herr Dr. F. Hampel half bei der statistischen Bearbeitung der Daten.

UNTERSUCHUNGSGEBIET

Die drei Nussbaumer Seen: Hüttwiler-, Nussbaumer- und Hasensee liegen in einem Naturschutzgebiet zwischen Winterthur und Stein am Rhein. Ein etwa 10-30 m breiter Baumbestand säumt die Seen. Im Südwesten des Hüttwilersees stockt in einem etwa 200 m breiten Streifen ein Erlenbruchwald.

Die Biber wurden am Nussbaumersee ausgesetzt; sie bauten sich ihre Burg aber im Torfboden am ostexponierten Ufer des Hüttwilersees an jener Stelle, die im Winter zuletzt zufriert. Frassspuren wurden an allen drei Seen gefunden. Die Untersuchung beschränkt sich auf den Hüttwilersee, wo sich die meisten Spuren befinden.

METHODEN

Von der Burg aus wurde der Uferwald in 100m-Abschnitte eingeteilt. In jedem Abschnitt wurden alle, insgesamt 293 Nagespuren kartiert, wobei gesondert für angenagte und gefällte Bäume die folgenden Angaben festgehalten wurden: Art, Dicke auf Nagehöhe, Nagehöhe und Distanz zum Wasser. Es wurde ferner notiert, ob am betreffenden Platz eine grössere Anzahl von Bäumen gefällt wurden (sog. Abholzplatz), oder ob nur ein einzelner Baum ausgelesen wurde.

ABHOLPLÄTZE UND EINZELN AUSGELESENE BÄUME

Der Biber hat an mehreren Orten viele nah beieinanderstehende Bäume gefällt, sodass fast ein Kahlschlag entstand. An solchen Plätzen, die ca. 10×25 m gross sind, standen bis 80% Espen (*Populus tremula*). Diese Plätze sind in der Regel nicht weiter als 8 m von der Wasserkante entfernt. Sie dürften auf Grund der lokal hohen Espendichte entstanden sein. Sehr oft, vorwiegend in Ufernähe, findet man auch einzelne vom Biber ausgelesene Bäume oder, wie bei den Stockausschlägen der Salweide (*Salix caprea*), eine kleinere Gruppe.

FÄLLTECHNIK UND NAGEHÖHE

Auf Grund der festgestellten Spuren lässt sich folgendes vermuten: Der Biber beisst zunächst in einem Abstand von 12-15 cm übereinander zweimal in

den Stamm, hernach zerzt er das Zwischenstück los. Die äussern Späne sind verhältnismässig lang, je weiter er ins Stamminnere vorstösst, umso kürzer werden sie. Die Stämme werden in der Regel sanduhrglasförmig angenagt. Dreimal wurde eine wendeltreppenähnliche Form gefunden. Dreizehn Stämme wiesen Nagespuren in zwei verschiedenen Höhen auf. Äste und Jungbäumchen dagegen werden so abgebissen, dass es aussieht, als seien sie mit einem Gertel abgeschlagen worden.

Die durchschnittliche Nagehöhe der 3-5 cm dicken Bäume betrug $32,6 \pm 2,8$ cm, der 6-8 cm dicken $36,6 \pm 2,5$ cm, der 9-11 cm dicken $41,4 \pm 2,8$ cm und der 12-14 cm dicken $40,0 \pm 0,6$ cm.

AUSWAHL DER BÄUME

Aus der Tabelle 1 ist ersichtlich, welche Baumarten vorzugsweise gefressen werden. In der zweiten Kolonne steht die Anzahl betroffener Bäume, in der dritten Kolonne ihr Anteil in Prozenten. In der vierten ist aufgeführt, wie häufig die Art im Gebiet vorkam.

TABELLE 1

Die benagten Baumarten

Baumart	Anzahl Bäume		Angebot
Espe (<i>Populus tremula</i>)	148	50,5%	s. häufig
Salweide (<i>Salix caprea</i>)	93	31,8%	s. häufig
Birke (<i>Betula pendula</i>)	20	6,8%	häufig
Schwarzerle (<i>Alnus glutinosa</i>)	11	3,8%	s. häufig
Lorbeerweide (<i>Salix pentandra</i>)	8	2,7%	vereinzelt
Stieleiche (<i>Quercus robur</i>)	4	1,4%	selten
Esche (<i>Fraxinus excelsior</i>)	3	1,0%	häufig
Traubenkirsche (<i>Prunus padus</i>)	2	0,7%	selten
Rottanne (<i>Picea abies</i>)	2	0,7%	selten
Weisserle (<i>Alnus incana</i>)	2	0,7%	häufig
Feldulme (<i>Ulmus campestris</i>)	—	—	vereinzelt
Silberweide (<i>Salix alba</i>)	—	—	vereinzelt
Föhre (<i>Pinus sylvestris</i>)	—	—	vereinzelt
Buche (<i>Fagus sylvatica</i>)	—	—	selten
Faulbaum (<i>Frangula alnus</i>)	—	—	selten
Total: 10 Arten	293	100,1%	

Die Biber ziehen im untersuchten Biotop Espen und Salweiden deutlich vor. AEBERHARD (1972) untersuchte eine Biberkolonie bei Aarau. Er stellte dort fest, dass Weiden (*Salix sp.*) und Silberpappeln (*Populus alba*) vorzugsweise gefällt wurden. Silberpappeln, sowie die in Nordeuropa gern gefressene Schwarzpappel (*Populus nigra*) (WILSON, 1966; HOFFMANN, 1967) wurden im Untersuchungs-

gebiet nicht gefunden. Für den kanadischen Biber (*Castor canadensis*) liegen ähnliche Befunde vor. Es werden als Futterbäume vor allem Weiden, Erlen und Pappeln genannt (ALEKSIUK, 1970; NORTHCOTT, 1971; DJOSHKIN und SAFONOW, 1972). Ausser den Pappeln handelt es sich um fortwirtschaftlich wenig bedeutende Baumarten.

Die Tabelle 2 gibt Auskunft, in welcher Distanz zur Burg die Nagespuren festgestellt wurden. Da sich ein weitgehend symmetrisches Muster ergab, wurden die entsprechenden Uferabschnitte südöstlich und norwestlich der Burg zusammengefasst.

TABELLE 2
Distanz der Nagespuren zur Burg

Distanz zur Burg	Anzahl der Spuren
0—100 Meter	53
100—200 Meter	117
200—300 Meter	65
300—400 Meter	37
restl. Ufer (2,5 km)	21
Total:	293

Die Verteilung der Spuren ist signifikant inhomogen ($X^2 = 52,9$; $P < 0,01$). Deutlich am meisten Spuren fanden sich im Abstand von 100-200 m von der Burg, nur noch vereinzelt bei über 400 m Distanz.

In der Tabelle 3 ist zusammengestellt, in welcher Distanz von der Uferlinie die angenagten, beziehungsweise gefällten Bäume standen. Unterschieden ist dabei, ob es sich um einen Abholzplatz oder um einzeln ausgelesene Bäume handelt.

Rund ein Drittel der Bäume sind 1 m vom Wasser entfernt, zwei Drittel bis 2,5 m vom Ufer weg. Als Maximaldistanz wurde einmal 32 m notiert. Aus der Tabelle lässt sich herauslesen, dass die Distanz zum Ufer bei den Abholzplätzen grösser ist.

AUSNUTZUNG DER GEFÄLLTEN BÄUME

Da die Salweidenäste und Jungbäume bis zu 8 cm Durchmesser von den Bibern abtransportiert wurden und damit in bezug auf ihren Ausnutzungsgrad nicht mehr geprüft werden konnten, beschränkt sich diese Auswertung auf die über 9 cm dicken Bäume.

Die Tabelle 4 zeigt: ein Baum wird umso besser ausgewertet, je näher er beim Ufer ist ($X^2 = 36,0$; $P < 0,01$). Die ufernahen, seewärts wachsenden Bäume

TABELLE 3

Die Distanzen der benagten Bäume zum Wasser separat für Abholzplätze und einzeln ausgelesene Bäume. In beiden Kolonnen ist der Anteil der gefällten Bäume in Klammern beigelegt. (*Es handelt sich hier um eine Salweidengruppe, die wohl 20 m vom See entfernt war, jedoch durch einen Tunnel und Kanal auch schwimmend erreicht werden konnte.)

Distanz zum Wasser	An Abholzplätzen	Einzel ausgelesene Bäume
0— 1 Meter	19 (15)	119 (97)
1— 2 "	15 (9)	23 (22)
2— 3 "	20 (13)	6 (4)
3— 4 "	10 (10)	1 (.)
4— 5 "	11 (8)	2 (2)
5— 6 "	13 (9)	.
6— 7 "	8 (6)	.
7— 8 "	9 (4)	.
8— 9 "	2 (1)	1 (1)
9—10 "	3 (2)	1 (.)
10—11 "	3 (2)	1 (1)
11—12 "	4 (2)	3 (.)
12—13 "	.	.
13—14 "	1 (.)	.
14—15 "	.	.
mehr als 15 Meter	6 (3)	12 (9*)
Total	124 (84)	169 (136)

TABELLE 4

Ausnutzungsgrad der gefällten Bäume im Verhältnis zu ihrem Abstand zum Wasser

Ausnutzungsgrad	Distanz zum Wasser				
	0—1,5 m	1,6—4,5 m	4,6—7,5 m	über 7,5 m	Total Bäume
Über 65%	29	20	6	1	56
Unter 40%	2	7	12	10	31
Total	31	27	18	11	87

fallen in den See, wenn sie umgenagt werden und können darum von den Bibern gut verwertet werden. Dieser Befund erklärt auch unsere Feststellung, dass der Ausnutzungsgrad an den Abholzplätzen geringer war, als an den einzeln gefällten Bäumen. Wie in Tab. 3 gezeigt wurde, finden sich Abholzplätze in grösserer Distanz zum Ufer.

In der Tabelle 5 wird je nach Dicke-Klasse der Bäume untersucht, welches das Verhältnis der angenagten zu den gefällten Bäumen ist.

TABELLE 5

Verhältnis der angenagten zu den gefällten Bäumen verglichen mit ihren Durchmessern

	Durchmesser (in cm)						im Mittel
	3—7	8—12	13—17	18—22	23—27	28—40	
Angenagt	19	19	13	13	7	2	73
Gefällt	105	51	30	15	10	9	220
Anzahl Gefällte pro 1 Angenagten	5,5	2,7	2,3	1,2	1,4	4,5	3,0

Abgesehen von der höchsten Dicke-Klasse zeigt sich die Tendenz, dass die Bäume umso eher gefällt werden, je dünner sie sind. Dieses Resultat ist verständlich, denn junge Bäume können mit 4-10 Bissen rasch gefällt werden. Vor allem bei den dickeren Bäumen sind die Zahlen aber klein. Wir können darum nicht verlässlich entscheiden, ob die anscheinend widersprechenden Werte in der zweit-letzten Kolonne nur zufallsbedingt oder aber Ausdruck eines Sondereffektes bei grossen Bäumen sind.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Frassspuren in der Biberkolonie an den Nussbaumer Seen werden beschrieben.

- Von den 293 benagten Bäumen waren 50% Espen (*Populus tremula*), 32% Salweiden (*Salix caprea*). 18% fielen auf 8 andere Arten.
- Die meisten Spuren fanden sich im Abstand von 100-200 m von der Burg, nur vereinzelte waren weiter als 400 m entfernt.
- Ein Drittel der benagten Bäume und Stockausschläge waren bis 1 m vom Ufer entfernt, zwei Drittel bis 2,5 m.
- Die in ufernähe gefällten Bäume wurden besser verwertet als die uferfernen.

SUMMARY

The gnawing marks in the beaver colony at the Nussbaumerseen were examined. Totally 293 gnawed trees were examined according ecological criterions.

- Among those trees there were 50% aspen (*Populus tremula*), 32% willow (*Salix caprea*) and 18% various other species.
- The majority of marks was found within the 100-200 metre-range of the burrow, few marks only were at a distance of more than 400 m.
- One third of the gnawed trees and suckers were as close as 1 m to the bank of the lake, two thirds as close as 2,5 metres.
- Those trees fallen near the bank were utilized better than those further away.

RÉSUMÉ

Description des traces de rongement laissées par la colonie de castors aux bords des lacs de Nussbaumen:

- 50% de 293 arbres rongés étaient des trembles (*Populus tremula*), 32% des saules (*Salix caprea*). 18% se rapportaient à 8 autres espèces.
- La plupart des traces se trouvaient à une distance de 100 à 200 m du terrier; peu de traces isolées étaient éloignées de plus de 400 m.
- Un tiers des arbres et des pousses rameuses rongés se trouvaient jusqu'à 1 m de la rive, deux tiers jusqu'à 2,5 m.
- Les arbres abattus près de la rive ont été mieux évalués que ceux abattus à quelque distance.

LITERATURVERZEICHNIS

- AEBERHARD, T. 1972. Studie über die Ernährung des Bibers in schweizerischen Wiederansiedlungsgebieten (unveröff. Diplomarbeit, ETH Zürich, Abt. VI), 55 pp.
- ALEKSIUK, M. 1970. The seasonal food regime of arctic beavers. *Ecology* 51: 264-270.
- DJOSHKIN, W. und W. SAFONOW. 1972. Die Biber der Alten und der Neuen Welt. *Brehm-bücherei* Nr. 347 Wittenberg, 168 pp.
- HOFFMANN, M. 1967. Ein Beitrag zur Verbreitungsgeschichte des Bibers der Elbe. *Herzyna* 4: 279-324.
- NORTHCOTT, T. 1971. Feeding habits of beaver in New foundland. *Oikos* 22: 407-410.
- WILSON, L. 1966. Biber. *Brockhaus, Wiesbaden*, 202 pp.
-

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^{ie}, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches

Fr. 300.—

COLLEMBOLLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 80 — FASCICULE 3

	Pages
BLANKENHORN, H. J. Zum Stand der Forschung über die Verbreitung der Grünfrösche im Kanton Zürich. (Mit einer Tabelle und einer Abbildung)	656-661
BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER und P. NOTTER. Zur Verbreitung von <i>Rana esculenta</i> Linnaeus und <i>Rana lessonae</i> Camerano im Zürcher Oberland. (Mit 2 Tabellen)	662-666
MÜLLER, K. Ökologische Untersuchungen der Liegezeiten beim Reh (<i>Capreolus capreolus</i>) (Mit einer Abbildung und 2 Tabellen)	667-670
BUCHLI, Ch. Konditionsuntersuchungen an Hirschen in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks. (Mit 2 Abbildungen und einer Tabelle)	671-675
PAZ, Jean-Claude et André MEYLAN. Insectivores et Rongeurs de Basse-Engadine. (Note préliminaire.) (Avec 2 tableaux dans le texte)	675-680
BRUGGER, C. und P. S. CHEN. Über die Feinstruktur des Analorgans bei <i>Drosophila</i> -Larven. (Mit 3 Textabbildungen)	681-684
BAUMANN, H. und P. S. CHEN. Geschlechtsspezifische ninhydrinpositive Substanzen in Adultmännchen von <i>Drosophila funebris</i> . (Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle)	685-690
WALZER, C. et N. SCHÖNENBERGER. Sur le développement du périlaste de l'alevin de truite, <i>Salmo gairdneri</i> Richardson (L.). Etudes ultrastructurales et autoradiographique	691-693
KUNZ, Yvette W. and C. WISE. Ultrastructure of the "oil-droplet" in the retinal twin-cone of <i>Lebistes reticulatus</i> (Peters). Preliminary results. (With 5 figures)	694-698
KUNZ, Yvette W. and C. REGAN. Histochemical investigations into the lipid nature of the oil-droplet in the retinal twin-cones of <i>Lebistes reticulatus</i> (Peters). (With 5 figures)	699-703
ACHERMANN, J. und P. TARDENT. Untersuchungen zum Problem des Nematocyten-Nachschubs bei <i>Cladonema radiatum</i> (Hydrozoa). (Mit 3 Abbildungen und einer Tabelle)	704-712
DUELLI, Peter. Astrotaktisches Heimfindevermögen tragender und getragener Ameisen (<i>Cataglyphis bicolor</i> Fabr., Hymenoptera, Formicidae). (Mit 5 Abbildungen)	712-719
KLEIBER, H. und B. NIEVERGELT. Biberfrassspuren im Uferwald der Nussbaumer Seen (Thurgau). (Mit 5 Tabellen)	719-725

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
JANVIER 1974

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 80 — FASCICULE 4

Publication subventionnée par la Société helvétique des Sciences naturelles
et la Société suisse de Zoologie

Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

FRANÇOIS BAUD

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Comité de lecture

H. EPPENBERGER — Ecole polytechnique fédérale de Zurich

H. GLOOR — Université de Genève

H. A. GUÉNIN — Université de Lausanne

C. MERMOD — Université de Neuchâtel

A. SCHOLL — Université de Berne

J. SCHOWING — Université de Fribourg

W. STINGELIN — Université de Bâle

V. ZISWILER — Université de Zurich

Le Président de la Société suisse de Zoologie

Le Directeur du Muséum de Genève et de la Revue suisse de Zoologie

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.—

UNION POSTALE Fr. 230.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées
à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,
Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Revue suisse Zool.	Tome 80	Fasc. 4	p. 727-750	Genève, janvier 1974
--------------------	---------	---------	------------	----------------------

Verfolgung von Brieftauben im Helikopter II¹

von

G. WAGNER

Mit 6 Abbildungen

I. EINLEITUNG

Im Jahre 1969 war es dem Verfasser erstmals möglich gewesen, Brieftauben auf ihrem Heimflug in einem Helikopter zu verfolgen (WAGNER, 1970). Die Methode hatte sich ausgezeichnet bewährt zur Verfolgung auch kleiner und kleinsten Taubenschwärme sowohl über dem schweizerischen Mittelland als auch im Gebirge.

Die Versuche des Jahres 1969 sollten zeigen, ob und in welchem Grade die Topographie den Heimflugweg der Tauben beeinflusst. Nach dem guten Erfolg jener ersten Flüge wurden die Versuche im Jahre 1970 und 1971 fortgesetzt und erweitert. Die Ziele der neuen Versuche waren die folgenden:

1. Eine Vermehrung der Informationen über den wirklichen und möglichst vollständigen Heimflugweg in kompliziertem Gelände.
2. Überprüfung der Reproduzierbarkeit der Ergebnisse bei möglichst gleicher Versuchsanordnung.
3. Aufnahme eines Dokumentarfilmes.
4. Studien der Flugformationen: sind sie zufällig oder gibt es führende und geführte Tiere? (Die Ergebnisse zu dieser Frage werden gesondert publiziert).

Bezüglich der allgemeinen Bemerkungen und der Hinweise auf frühere Literatur sei auf WAGNER (1970) verwiesen.

¹ Ausgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

II. MATERIAL UND METHODE

Die Flüge wurden wiederum mit einem Helikopter des Typs « Alouette III » durchgeführt, der vom Piloten Godi Amsler sicher gesteuert wurde. Dank dem Entgegenkommen der Abt. für Flugwesen und Fliegerabwehr und der Abt. für Übermittlungstruppen des Eidg. Militärdepartementes standen 1970 15 und 1971 5 Flugstunden zur Verfügung.

Für die Flüge des Jahres 1970 wurden Tauben aus den folgenden Schlägen verwendet: Dr. med. P. Brücker, Tiefencastel GR; U. Frei, Thalwil ZH; G. Morf Wangen ZH; F. Guntern, Brig VS; Militärbrieftaubenschlag Sand/Schönbühl (Hr. Hubacher) BE. 1971 arbeitete ich mit Tauben meines eigenen Schläges in Grächwil/Meikirch.

Es handelte sich wiederum um geübte belgische Reisetauben, die jedoch in den verschiedenen Schlägen nicht in gleicher Weise vortrainiert waren.

Im Gegensatz zu den Versuchen des Jahres 1969 verwendeten wir diesmal nur kleine Kollektive von meist 5 Tauben.

Damit die Tauben individuell möglichst gut unterscheidbar waren (Studium der Flugformationen!), wurden die Kollektive aus verschiedenen gefärbten Tieren zusammengestellt.

Aus technischen Gründen wurden die Auffassungen jeweils so durchgeführt, dass wir immer zuerst mit dem Helikopter starteten und eine Ausgangsposition in ca. 100 m Entfernung vom Auffassplatz in ca. 30 m Höhe bezogen, worauf eine Hilfsperson am Boden die Tauben aus dem Korb entliess. Nur ausnahmsweise, im Gebirge, warfen wir die Tauben aus dem fliegenden Helikopter hinaus.

Zwei Mitarbeiter leisteten bei allen Flügen sehr wesentliche Hilfe: Herr G. Honegger, Zürich, nahm den Dokumentarfilm auf Kodachrom-Film auf, und Herr H. Senn, Zürich, photographierte in regelmässigen Intervallen den Taubenschwarm mittels eines 30 cm-Teleobjektivs. Meine Frau, eines meiner Kinder oder von Fall zu Fall ein weiterer Mitarbeiter führte das Flugprotokoll (Fluggeschwindigkeit, Steig- oder Sinkgeschwindigkeit, Höhe über Meer), während ich selbst den Flugweg laufend auf der Landeskarte 1:50 000 oder 1:100 000 möglichst genau festhielt.

Allen diesen Personen, die durch ihre Hilfe die erfolgreiche Durchführung des Unternehmens ermöglichten, sei an dieser Stelle der beste Dank ausgesprochen.

III. ERGEBNISSE

1. *Verfolgungsflüge* vom 5. August 1970.

Die Versuchsanordnung der Flüge vom 5. August 1970 war gleich wie diejenigen der Flüge vom 17. Juli 1969 (vgl. WAGNER, 1970, S. 51 ff), welche wegen

Niedergehens der Tauben abgebrochen werden mussten. Einerseits hofften wir, diesmal vollständige Verfolgungen vom Mittelland ins Alpeninnere und umgekehrt realisieren zu können, andererseits sollte die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse bei gleicher Versuchsanordnung geprüft werden.

Verfolgungsflug Nr. 1A/70 — 5. August 1970 (vgl. Abb. 1).

Flug Nr. 1A¹ 10.13 bis 11.03 Uhr: Dübendorf-Tiefencastel, 110 km, Az. 138°.

Flug Nr. 1A² 11.09 bis 11.29 Uhr: Waagtal-Tiefencastel, 70 km, Az. 120°.

a. *Versuchstauben*: Zweimal 5 zwei- und mehrjährige geübte, aber nicht richtungstrainierte Brieftauben aus dem Schlag Tiefencastel. Einige von ihnen waren auch beim Flug Nr. 3A 1969 ab Dübendorf dabei (vgl. WAGNER 1970, S. 50). Wir liessen 5 Stück in Dübendorf fliegen und nahmen die übrigen als Reserve mit an Bord.

b. *Wetter*: Beim Start vollständig bedeckt durch Cumulostratus, Sonne unsichtbar, schwacher Regen, Sicht max. 50 km. Baro. red. 762 mm, Temp. 23°, windstill. Im Laufe des Fluges Aufhellung, ab 10.55 Uhr zeitweise Sonne.

c. *Allgemeiner Verlauf des Fluges*: Schon nach wenigen Minuten blieb eine Taube zurück und löste sich von den 4 anderen. Diese blieben bis zum Schluss zusammen und gingen zusammen um 11.03 Uhr nieder.

Die Tauben flogen nach einmaligem Kreisen sofort auf gutem Heimkurs und schlugen dann fast genau dieselbe Route ein, welche die Tauben beim Versuch Nr. 3A/1969 verfolgt hatten (vgl. WAGNER, 1970, S. 51 und Abb. 3): Fällanden-Forch-Pfannenstil-Stäfa-Bächau-Feusisberg-Einsiedeln. Erst nach Einsiedeln wichen sie vom Vorjahreskurs geringfügig östlich ab, indem sie nicht dem Grossen Runs folgten, sondern dem stark gegliederten Waldhügel östlich davon, und blieben damit besser auf Heimkurs als der grössere Schwarm von 1969.

Die Tauben flogen wie schon 1969 im allgemeinen erstaunlich tief, oft nur wenige Meter über dem Boden oder über den Waldwipfeln. Den Zürichsee überquerten sie in einer Höhe von 250 m. Nach ca. 25 km ziemlich geradlinigen Fluges zogen die Tauben am Abhang vom Feusisberg und später vor allem in den Waldhügeln nach Einsiedeln (Gipfelhöhen um 1500 km) komplizierte Kreise und Schleifen rund um die Waldkuppen. Nach 50 Minuten Flug sassen sie in den Felsen des Waagtales ab, so dass wir ihre Verfolgung abbrechen mussten.

Wir liessen nun, indem wir kurz absetzten, um 11.09 Uhr die zweite Gruppe von 5 Tauben frei. Diese schlugen nach der Überquerung des hintersten Waagtales sofort einen östlichen Kurs ein, indem sie der Hauptkette des Drusberg auswichen und, teilweise nach langen Kreis- und Schleifenflügen, die beiden nordwärts verlaufenden Seitenketten überquerten. Sie folgten dann direkt den das Rossmattetal westlich flankierenden Felswänden und rückten frontal gegen die

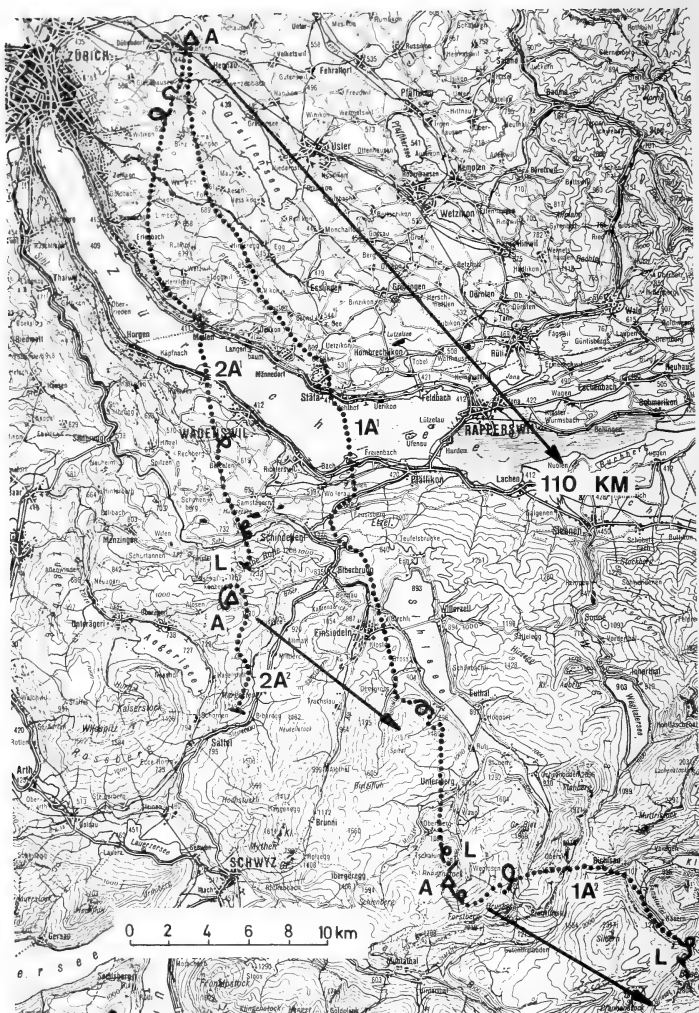


ABB. 1.

Flugweg bei den Verfolgungsflügen Nr. 1A und 2A/1970. A: Auflassplätze; L: Landeplätze der Tauben. Die Pfeile geben die Heimrichtung (Tiefencastel) von den jeweiligen Auflassplätzen aus an. Aequidistanz der Höhenkurven 100 m. Weitere Erklärungen im Text.

Hauptkette des Glärnisch vor. Am Eingang des grossen Gebirgskessel zwischen Bächistock (2914 m) und Bös Fülen (2802 m) sassen sie um 11.29 Uhr nach mehreren Kreisflügen in den Felsen auf ca. 1900 m Höhe ab.

Wir landeten einige hundert Meter davon entfernt, konnten jedoch die Tauben nicht sehen. Um 11.54 Uhr flogen sie wieder auf. Obschon wir sofort in die Maschine stiegen und starteten, entschwanden sie unseren Blicken, so dass wir den Versuch endgültig abbrechen mussten.

Bei unserer Ankunft in Tiefencastel um 12.28 Uhr waren noch keine der eingesetzten Tauben im Schlag. Um 14.30 Uhr waren 3 Tauben der zweiten Gruppe im Schlag, um 17.30 Uhr auch 4 Stück der ersten Gruppe, es fehlten also im ganzen noch 3 Stück.

d. *Diskussion des topographischen Ergebnisses*: Die Übereinstimmung des Flugweges der ersten Gruppe mit demjenigen des Schwarmes von 1969 ist verblüffend. Die Ursache dieses Phänomens wird in der allgemeinen Zusammenfassung diskutiert (vgl. S. 17). Reproduziert hat sich leider aber auch das Absitzen der Tauben beim Erreichen ernsterer Gebirgshindernisse.

Während die Tauben der ersten Gruppe auf ihrem Flugweg genau dieselbe Rechtsabweichung von 20° vom Heimkurs aufwiesen wie der Schwarm von 1969, zeigt die zweite Gruppe auf ihrer kurzen Flugstrecke eine etwa gleich grosse Linksabweichung.

Verfolgungsflug Nr. 1B/1970 — 5. August 1970 (vgl. Abb. 2.).

Flug Nr. 1B¹ 16.10 bis 16.18 Uhr: Samedan-Thalwil, 130 km, Az. 310°.

Flug Nr. 1B² 16.45 bis 17.20 Uhr: Muntischè-Thalwil, 130 km, Az. 307°.

Mit diesem Flug wurde die Versuchsanordnung des Fluges 3B/1969 (vgl. WAGNER, 1970, S. 55 und Abb. 4—5) reproduziert. Die Tauben stammten zwar nicht aus demselben Schlage, aber aus ungefähr derselben Richtung und Entfernung. Wiederum führte die Heimrichtung nahezu rechtwinklig aus dem Engadin hinaus über die gewaltigen Gebirgshindernisse der Massive zwischen Piz Kesch (3418 m) und Piz Ot (3246 m).

a. *Versuchstauen*: 11 ausgezeichnete, weitgereiste Brieftauben aus dem Schlag Thalwil, welche Wettflüge aus N bis Göttingen und Braunschweig (480 bzw. 600 km) und auch die Alpenüberquerung aus Chiasso (160 km Süd) mitgemacht hatten.

b. *Wetter*: Schönes Sommerwetter: ca. $\frac{1}{4}$ Cumuli, die meisten umliegenden Gipfel sichtbar. Baro. red. 768 mm Hg, Temperatur 23°, Wind 6 m/Sek. aus Az. 220°. Während des Fluges erschwerte jedoch die in der Gipfelregion bestehende Bewölkung die Verfolgung erheblich.

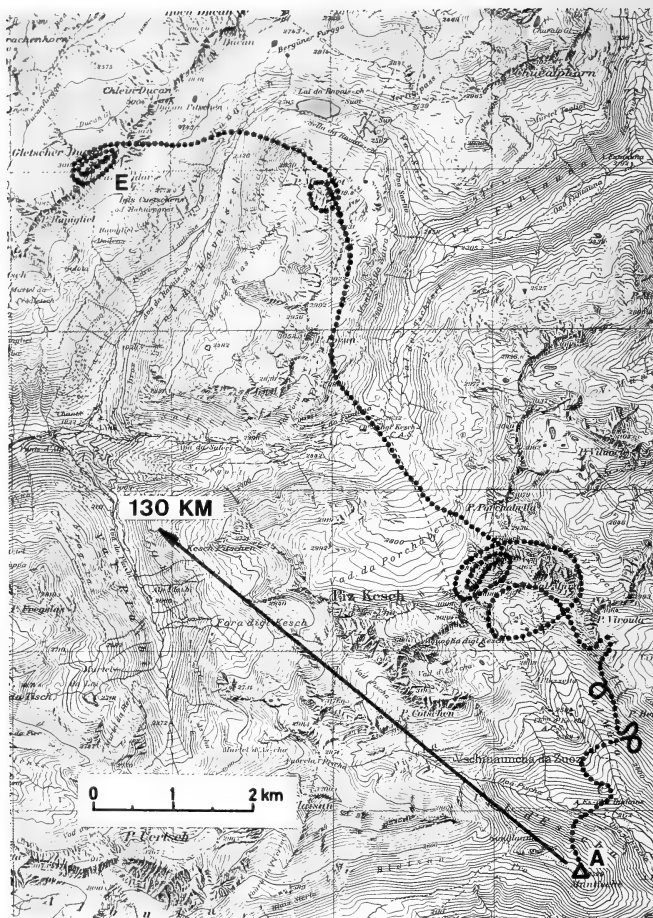


ABB. 2.

Flugweg beim Verfolgungsflug Nr. 1B²/1970. A: Auflassplatz auf Muntischè 2528 m; E: Ende der Verfolgung am Gletscher Ducan auf 3000 m wegen Verlust der Tauben aus der Sicht. Der Pfeil zeigt die Heimrichtung (Thalwil) an. Aequidistanz der Höhenkurven 20 m. Weitere Erklärungen im Text.

c. *Allgemeiner Verlauf des Fluges*: Auf dem Flugplatz Samedan wurden zunächst 5 Tauben freigelassen. Diese folgten sofort dem NW Talhang des Engadins. Nachdem sie kurz das Dorf Bever angeflogen hatten, wendeten sie sich gegen den Talhang des Crasta Mora und gewannen so schnell Höhe, dass wir ihnen mit dem voll aufgetankten Helikopter nicht zu folgen vermochten. Wir mussten ihre Verfolgung aufgeben und liessen bei Punkt 2528 (Muntischè) zwischen dem Albula- und dem Keschthal 4 weitere Tauben vom fliegenden Helikopter aus frei. Leider verloren wir auch diese Tauben sehr bald aus der Sicht und mussten die letzten zwei Tiere freilassen. Diese fanden bald den Anschluss an die vier zuvor verlorenen, sodass wir nun 6 Stück verfolgten. Sie stiegen nach vielen komplizierten Suchflügen östlich den Steilhängen des Val Mura entlang in den Hochgebirgskreis unterhalb der Porta d'Es-cha, überquerten diese jedoch zunächst nicht, sondern einen Einschnitt östlich davon. Damit gelangten sie unvermittelt in das Firn- und Gletschergebiet der Nordabdachung des Keschmassives. Sie hielten sich an die Felsen und kamen damit nicht von der ca. 700 m breiten Felsbastion der Punkte 3086.1 und 3149 (Landeskarte 1:50 000) los, welche sie zweimal umkreisten. Die Porta d'Es-cha wurde dabei zweimal in falscher Richtung überflogen. Endlich lösten sie sich von dem Felsmassiv und flogen in gutem Heimkurs über den Porchabella-Gletscher abwärts. Jedoch begann wenig später dasselbe Schauspiel, als nach der Überfliegung von zwei Hochtälern die Ducan-Kette zu traversieren war. Die Tauben erreichten zwar die Gipfelhöhe, blieben nun aber dermassen am wilden Gipfelbau des Gletscherdukans (3020 m) kleben, dass sie diesen dreimal vollständig umkreisten. Die Verfolgung mit dem schwer beladenen Helikopter in dem wild zerklüfteten Felsmassiv war unter diesen Umständen so schwierig, dass wir die Tauben bei der vierten Umkreisung verloren. Möglicherweise sind sie abgesessen, jedenfalls konnten wir sie trotz längerem Suchen nicht mehr finden. Auch der Gletscher-Dukan hat an seiner Nordflanke einen Gletscher. Vielleicht war dies auch hier der Grund, warum die Tauben nicht von dem Felsmassiv loskamen.

Am Abend des Aufstages war keine Taube im Schlag. Am folgenden Morgen um 5 Uhr waren 2 dort, um 8 Uhr 6 weitere, so dass nur noch 3 Stück fehlten.

d. *Diskussion*: Leider enttäuschte auch dieser Flug unsere Hoffnung auf eine vollständige Verfolgung. Indessen reproduzierte sich das grundsätzliche Ergebnis des Versuches 3B/1969 erstaunlich klar: dass nämlich auch grösste Gebirgshindernisse, die sich in Heimrichtung befinden, direkt angeflogen und, wenn auch mit mancherlei Komplikationen, direkt überwunden werden.

2. Verfolgungsflüge vom 6. August 1970

Nach dem wenig erfolgreichen Verlauf der Flüge vom Vortag (Nr. 1A und 1B/70) versuchten wir am 6. August nochmals einen Flug von Dübendorf nach Tiefencastel und einen etwas leichtern Flug aus den Alpen hinaus mit Auflassplatz im Rheintal statt im Engadin.

Verfolgungsflug Nr. 2A/70 — 6. August 1970 (vgl. Abb. 1).

Flug Nr. 2A¹ 09.45 bis 10.18 Uhr: Dübendorf-Tiefencastel, 110 km, Az. 138°.

Flug Nr. 2A² 11.12 bis 11.20 Uhr: Gottschalkenberg-Tiefencastel, 87 km, Az. 130°.

a. *Versuchstauben*: Wie bei Flug Nr. 1A/70, jedoch andere Individuen. 5 Tauben wurden in Dübendorf aufgelassen, 5 als Reserve an Bord genommen.

b. *Wetter*: Sehr schönes Sommerwetter ohne jede Gewitterstörung (wie auch am 5. August), den ganzen Tag nur lockere Cumulusbewölkung, im Tiefland Dunst. Sicht beim Start maximal 25 km. Temperatur um 09.30 Uhr 24° (!), Baro. red. 766 mm Hg, Wind 1,5 m/Sek. aus Az 150°. Rel. Luftfeuchtigkeit um 13.30 Uhr in Zürich 30%, in Chur 28%.

c. *Allgemeiner Verlauf des Fluges*: Die Tauben verliessen den Auflassort sofort nach einer einzigen Schleife in gutem Heimkurs. Sie schlugen aber bald einen etwas südlicheren Kurs ein als die Tauben des Vortages (Flug Nr. 1A/70). Die Waldhänge bei Fällanden-Pfaffhausen-Witikon bewirkten mehrere Kreis- und Schleifenflüge. Dann folgte eine längere Strecke ziemlich geradlinigen Reisefluges über Zollikerberg-Itznach-Erlenbach nach Meilen. Zwischen Meilen und Au wurde der Zürichsee überquert. Auch die ansteigende Strecke jenseits des Sees wurde mit einer einzigen Ausnahme (Kreis über einem Strassenkreuz) in gutem Reiseflug bewältigt. Die Komplikationen begannen jedoch schlagartig, als nach der Überquerung der Sihl das hohe und steile Waldmassiv der Hohen Rone (1232 m) in der Flugrichtung auftauchte. Die Tauben zogen mehrmals Kurven, folgten dann dicht über den Wipfeln dem Waldhang der Hohen Rone. Um 10.18 Uhr, d. h. nach 33 Minuten, gingen sie in einem tiefen Waldtobel an einem Bächlein nieder. Wir landeten auf dem nahen Gottschalkenberg und liessen um 11.12 Uhr die 5 Reservetauben fliegen. Diese setzten nach einigen Kreisen am Auflassort den allgemeinen Kurs des ersten Schwarmes fort, blieben aber ebenfalls an Waldhängen kleben und gingen um 11.20 Uhr nach nur 8 Flugminuten in einer steilen Waldschneise am Osthang des Morgartens nieder, teils auf Bäume, teils am Boden.

d. *Diskussion* : Obgleich auch dieser Versuch enttäuschend endigte, so gibt er doch weitere interessante Anhaltspunkte über die Reproduzierbarkeit des Flugweges bei gleicher Versuchsanordnung (vgl. allgemeine Diskussion, S. 17).

Verfolgungsflug Nr. 2B/70 — 6. August 1970 (vgl. Abb. 3).

Flug Nr. 2B¹ 14.38 bis 14.57 Uhr: Ems-Wangen, 85 km, Az. 320°.

Flug Nr. 2B² 15.28 bis 15.35 Uhr: Kunkelspass-Wangen, 83 km, Az. 320°.

a. *Versuchstauben* : 10 erfahrene und z. T. weitgereiste, nicht richtungs-trainierte Brieftauben aus dem Schlag Wangen ZH. 5 wurden in Ems aufgelassen, 5 als Reserve an Bord genommen.

b. *Wetter* : Extrem heisser, fast wolkenloser Sommertag ohne jede Gewitter-tendenz. Temperatur am Auflassungsort 35° (!), Baro. red. 763 mm Hg, Wind ca. 2 m/Sek. aus Az. 60°. Rel. Luftfeuchtigkeit in Chur um 13.30 Uhr 28%.

c. *Allgemeiner Verlauf des Fluges* : Die Tauben blieben nach der Auflassung lange an dem Dorf Domat-Ems hängen. Erst nach 12 Minuten wendeten sie sich an den nördlichen Talhang und stiegen diesem entlang in westlicher Richtung, bogen auf 1200 m über Meer um eine wilde Felskante in die Talrichtung des Kunkelpasses und damit auf einen guten Heimkurs ein. Knapp vor dem Erreichen der Passhöhe sassen sie jedoch nach nur 19 Flugminuten in einem Waldbach an einem Bache ab.

Wir landeten auf der Passhöhe des Kunkelpasses und liessen von dort um 15.28 Uhr die zweite Gruppe von 5 Tauben fliegen. Diese bogen nach einem Kreisflug in die gute nördliche Passrichtung ein. Sie folgten zuerst ca. 2 km weit der östlichen Talflanke, wechselten dann auf die westliche hinüber, drückten in ein westliches Seitentälchen hinein, verliessen es wieder und gingen schon nach 8 Flugminuten in einem « Tauchflug » in einer tiefen, schattigen Runse nieder.

Ankunft im Schlag : Nach 18 Uhr waren 2 Tauben der ersten Gruppe im Schlag. Bis 19 Uhr kamen auch 3 Tauben der zweiten Gruppe zu Hause an. Die übrigen 5 Tiere trafen am Vormittag des nächsten Tages ein.

d. *Diskussion der Flüge vom 6. August* : Sämtliche Flüge dieses extrem heissen Tages endigten also damit, dass die Tauben, obschon durchwegs ausgezeichnete Reisetauben, an schattigen Plätzen niedergingen. Der längste Flug dauerte 33 Minuten, der kürzeste 7 Minuten.

Was war die Ursache all dieser Niedergänge? Bei den beiden Flügen des Jahres 1969 (3A und 3B, vgl. WAGNER 1970, S. 51 ff), wo alle Tauben absassen, waren offenkundige Gebirgshindernisse in der Flugrichtung im Spiel. Zudem mag dort eine gewisse Ermüdung mitgewirkt haben: In einem Falle sassen die

Tauben nach 60, im anderen nach 93 Minuten ab. Jener Tag (17. Juli 1969) war zudem sehr heiss.

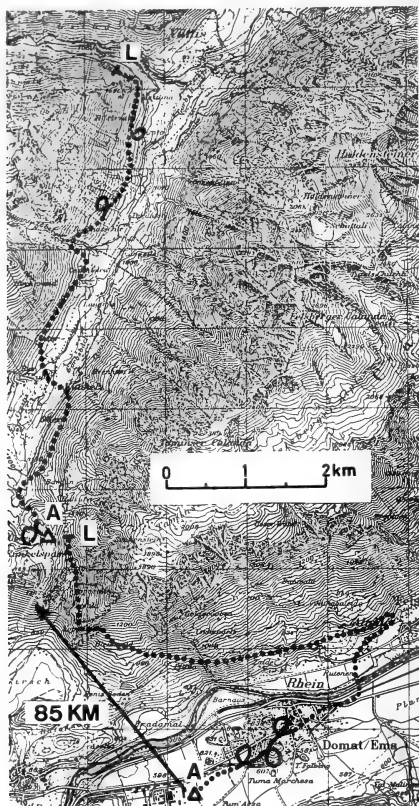


ABB. 3.

Flugweg bei den Verfolgungsflügen Nr. 2B¹ und 2B²/1970. A: Auflassplätze; L: Landeplätze der Tauben. Der Pfeil zeigt die Heimrichtung (Wangen, ZH) an. Aequidistanz der Höhenkurven 20 m. Weitere Erklärungen im Text.

Der 6. August 1970 war ein noch heisserer Tag. Bei der Auflassung Nr. 2A um 09.30 Uhr betrug die Temperatur schon 24° C, bei der Auflassung 2B in Ems um 14.30 Uhr 35° C. Alle Niedergänge erfolgten in stark ansteigendem Gelände in tiefen schattigen Einschnitten in der Nähe von Wasser. Vermutlich war eine

Hitzestauung bei den Steigflügen die Hauptursache des Niedergehens. Dafür spricht auch die wiederholte Beobachtung, dass alle Tauben mit weit geöffneten Schnäbeln flogen. Zudem waren die Tauben schon vor den jeweiligen Freilassungen in den Körben, wo sie ziemlich eng zusammengepfercht warten mussten, vermutlich überhitzt.

3. Verfolgungsflüge vom 7. August 1970

Am 7. August 1970 wurde versucht, alpine Flüge, in Analogie zu den Flügen des 5. und 6. August, weiter westlich, im Gebiet des Berner Oberlandes und des Wallis, durchzuführen. Hierfür wurden Tauben der Schläge in Brig VS und in Schönbühl BE verwendet.

Es war wiederum ein sehr heisser Sommertag (Temp. in Bern um 13.30 Uhr 29° C, relative Luftfeuchtigkeit 49%). Am Auflassplatz bei Kaufdorf betrug die Temperatur um 10 Uhr 27° C, die Sichtweite maximal 15 km. Im Gegensatz zu den beiden Vortagen hatte sich nun auch eine ausgeprägte Gewitterlage eingestellt. Während die Gewitterkarten des 5. und 6. August in der östlichen Landeshälfte nur einen bzw. vier Gewitterherde aufweisen, sind es am 7. August in der östlichen und in der westlichen Hälfte Dutzende. Und zwar gingen die Gewitter, nachdem sich in der Ostschweiz schon in der Nacht vom 6./7. August einige entladen hatten, vom frühen Nachmittag an über der ganzen Schweiz nieder. Viele Gewitter waren verbunden mit Hagelschlag, so besonders stark ein Streifen von Burgdorf bis zum Zugersee.

Verfolgungsflug Nr. 3A — 7. August 1970, 09.53 bis 11.21 Uhr.

Kaufdorf-Brig, 70 km, Az. 147° (vgl. Abb. 4).

a. *Versuchstauben* : 5 Brieftauben aus dem Schlag Brig, welche dieses Jahr erst wenig eingesetzt waren und auch früher wahrscheinlich nie ausserhalb des Wallis.

b. *Wetter* : siehe oben (Flüge vom 7. August 1970).

c. *Allgemeiner Verlauf des Fluges* : Eine von den 5 aufgelassenen Tauben verlor gleich bei der Auflassung den Anschluss. Von den übrigen 4 sprengte nach 55 Min. eine ab, nach weiteren 15 Min. nochmals eine, so dass wir zuletzt noch 2 Tauben verfolgten.

Die Tauben entfernten sich vom Auflassort im Talboden des Gürbetals rasch in östlicher Richtung und schlugen einen allgemeinen Kurs ein, der vom Heimkurs um rund 80° nach links abwich. Diesen Kurs verfolgten sie während genau einer Stunde mit geringfügigen Abweichungen. Erst über dem Vierwaldstättersee bogen die Tauben vor der für sie völlig ungewohnten grossen Wasserfläche um

ca. 50° nach links ab und kamen damit auf einen Kurs, der, von diesem Punkt aus gerechnet, genau entgegengesetzt zum Heimkurs verlief.

Über der Ortschaft Cham mussten wir die zwei Tauben, die wir noch verfolgten, nach insgesamt 88 Flugminuten wegen Brennstoffmangels aufgeben.

Am Abend des Aufflusstages war keine der eingesetzten Tauben im Schlag. Später traf nur eine ein, die 4 andern blieben verloren.

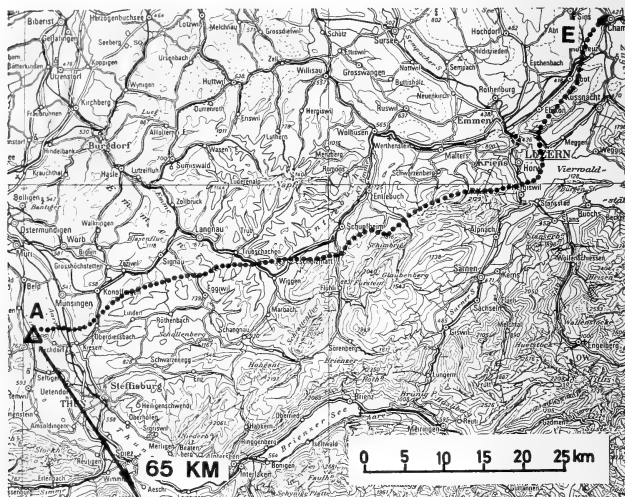


Abb. 4.

Flugweg beim Verfolgungsflug Nr. 3A/1970. A: Auflassplatz bei Kaufdorf; E: Ende der Verfolgung wegen Brennstoffmangel bei Cham. Der Pfeil zeigt die Heimrichtung (Brig) an. Aequidistanz der Höhenkurven 200 m. Weitere Erklärungen im Text.

Die Tauben flogen bei diesem Versuch in weniger engem Bodenkontakt, als wir es von den alpinen Flügen kannten. Der Vierwaldstättersee wurde in ca. 500 m Höhe überflogen. Waldkuppen interessierten sie, im Gegensatz etwa zu den Tauben aus Schalchen und Bettwiesen (vgl. WAGNER 1970, S. 44 und S. 50) nicht. Solche kommen tatsächlich in ihrem Schlagbereich im Rhonetal auch nicht vor. Es gab überhaupt keine Strukturen, welche sie sichtlich anzogen, es sei denn grössere Ortschaften. Die Stadt Luzern übte dagegen keine Anziehungskraft auf sie aus.

d. *Diskussion*: Wie ist die schlechte Orientierung bei diesem Versuch zu erklären? Was die Tauben zeigten, war keineswegs ein planloses Suchen, sondern ein echtes Verfolgen eines allerdings falschen Kurses. Noch bei keinem anderen

Flug hatten wir während so langer Zeit die Verfolgung eines falschen Kurses beobachten können. Wir sind der Auffassung, dass dieses Verhalten auf die ausserordentlichen Witterungsverhältnisse dieses Tages, d. h. vermutlich auf luftelektrische Phänomene zurückzuführen ist. Dass Tauben an Gewittertagen sehr schlecht heimkehren, ist unter den Wettfliegern eine altbekannte Erscheinung.

Verfolgungsflug Nr. 3B/70 — 7. August 1970, 15.15 bis 15.42 Uhr.

Rawilpass-Sand/Schönbühl BE, 70 km, Az. 0° (vgl. Abb. 5).

a. *Versuchstauben*: 8 Brieftauben ohne Langstreckenerfahrung und nicht richtungstrainiert aus dem Schlag Sand.

b. *Wetter*: siehe oben (Flüge vom 7. August 1970). Über den Alpen hatten sich grosse Cumulustürme und Gewitterherde gebildet. Temp. auf 3000 m Höhe ca. 10° C. Schwacher Wind aus NW.

c. *Allgemeiner Verlauf des Fluges*: Die Auflassung sollte über der Plaine Morte, der gewaltigen Firnebene auf 2800 m Höhe hinter dem Wildstrubel, vom Helikopter aus stattfinden. Infolge der herrschenden Vertikalwindverhältnisse mussten wir für die Auflassung (langsamer Flug nötig!) am Südrand des Firnfeldes im Aufwindbereich bleiben. Wir warfen 5 Tauben rasch nacheinander aus dem Helikopter nach unten. Eine geriet in den Heckrotor und wurde zerfetzt. Die anderen tauchten sofort, dem Firnfeld ausweichend, in die Tiefe und verschwanden unserem Blick.

Drei Reservetauben warfen wir wenig später in dem Felskessel am Nordabstieg des Rawilpasses, wo sie weniger leicht verschwinden konnten, aus dem Helikopter. Sie flogen nach zwei Schleifen in guter Heimrichtung aus dem Felskessel hinaus. Sie behielten aber den guten allgemeinen Nordwestkurs nur ca. 6 km weit und wendeten sich dann nach NE, überquerten das Simmental bei Lenk in ca. 1000 m Höhe über Boden, flogen am anderen Talhang zum Hahnenmoospass und überquerten diesen. Über der Gegend von Adelboden lag eine dunkle Gewitterzone, wie überhaupt jetzt nur noch wenige Flecken blauen Himmels sichtbar waren. Einmal flogen die Tauben durch eine grosse Cumuluswolke hindurch, im allgemeinen wichen sie aber den Wolken aus. Nach vielen Suchflügen über dem Laveygrat kehrten die Tauben in das etwas hellere Simmental zurück, überquerten es erneut bei Matten und folgten dann wieder dem Westhang des Tales. Um 15.42 Uhr begann es zu regnen, was leider zur Folge hatte, dass wir sie aus der Sicht verloren.

Die Tauben waren in 27 Flugminuten dem Schlag nur um ca. 13 km näher gekommen, waren aber im Moment, wo wir sie verloren, auf gutem Heimkurs. Am Abend war eine der 3 Tauben sowie zwei der auf der Plaine Morte aufgelassenen im Heimatschlag.

d. *Diskussion*: Wie bei Versuch Nr. 3A vom Vormittag desselben Tages verhinderten auch bei diesem Flug die Wetterverhältnisse einen glatten Verlauf. Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den beiden Flügen besteht jedoch darin, dass bei Flug Nr. 3A ein anhaltend falscher Kurs eingehalten wurde, während bei

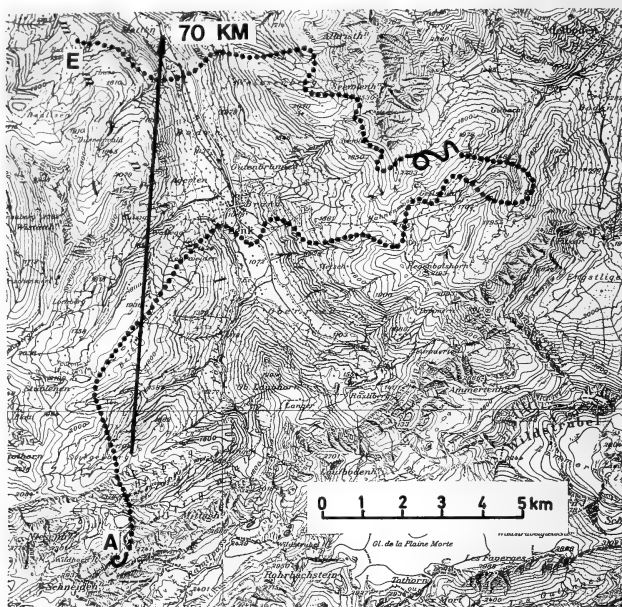


ABB. 5.

Flugweg beim Verfolgungsflug Nr. 3B/1970. A: Auflassplatz am Rawilpass (Abwurf aus dem fliegenden Helikopter); E: Ende der Verfolgung (aus der Sicht verloren wegen Regen). Der Pfeil zeigt die Heimrichtung an (Sand/Schönbühl). Aeuidistanz der Höhenkurven 20 m. Weitere Erklärungen im Text.

Flug 3B die Tauben allgemein desorientiert erschienen, indem sie viele kleine und grosse Schleifen und Kreise flogen, aber sich insgesamt doch deutlich dem Schlage näherten und denn auch den Schlag teilweise noch am gleichen Tag erreichten.

Falls, wie wir vermuten, lufterlektrische Phänomene zum schlechten Verlauf dieser beiden Flüge führten, so ist auch der auffällige Unterschied zwischen ihnen leicht deutbar: Am Vormittag, zur Zeit des Fluges Nr. 3A/70, bestanden noch keine lokalen Gewitterherde. Die Tauben können um diese Zeit nur durch die Grosswetterlage gestört gewesen sein. Das anhaltende Verfolgen eines falschen

Kurses würde durch diese Hypothese plausibel. Demgegenüber befanden sich die Tauben bei Versuch Nr. 3B/70 am Nachmittag desselben Tages inmitten von lokalen Gewitterherden und verfolgten dementsprechend keinen eindeutigen Kurs.

4. Verfolgungsflüge vom 27./28. Juli 1971

Verfolgungsflug Nr. 1/71 — 27. Juli 1971, 11.47 bis 12.40 Uhr.

Courtelay-Grächwil, 29 km, Az. 130° (vgl. Abb. 6).

a. *Versuchstauben*: 5 einjährige Tauben aus dem Schlag Grächwil, geübt, aber nicht richtungstrainiert. Farben: blau, blau-gehämmert, blau-scheck, fahl, schwarz.

b. *Wetter*: Sonnig, wenig Cumuli, dunstig, Sicht max. 20 km, Temp. ca. 27°, Baro. red. 766 mm Hg, schwacher Wind aus SW (talabwärts).

c. *Auflassort*: Der Auflassplatz beim Dorfe Courtelay lag in der breiten Synklinale des Kettenjura im Vallon de St. Imier auf 700 m Höhe. Die das Tal nördlich begrenzende Kette der Montagne du Droit weist mit rund 1260 m gegenüber dem Talboden eine Überhöhung von 560 m in nur 2,5 km Horizontaldistanz auf; die das Tal südlich begrenzende Kette zeigt mit rund 1400 m (Chasseral Gipfel 1607 m) eine Überhöhung von 700 m in 4 km Horizontaldistanz. Die Heimrichtung führte quer über die Chasseralkette und ihre Nebenketten.

d. *Verlauf des Fluges*: Nach der Auflassung beim Bahnhof Courtelay entfernten sich die Tauben nach einmaligem Bogen über dem Dorf dem nördlichen Talhang entlang in NE Richtung, also ca. 90° falsch zur Heimrichtung. Sie folgten dem steilen Waldhang der Montagne du Droit bis auf deren Bergrücken, wo sie einige Zeit kreisten, um sich dann in NW und in N-Richtung weiter vom Heimatschlag zu entfernen. Nach 20 Min. wurde der allgemeine Nordkurs allmählich in einen Ostkurs gedreht. Die Tauben flogen dann die Jurakette südlich der Mulde von Delémont an und überquerten mit vielen Kurven und Schleifen schräg die Klus von Roches in SE-Richtung. Zwischen Grandval und Crémionnes wurde die Mulde von Moutier überquert und die felsigen Waldhänge der Klus von Gänsbrunnen angeflogen. Die Tauben — es waren nur noch 4, die schwarze hatte sich abgelöst — folgten dann, wiederum viele Kurven und Kreise ziehend, dem Waldhang der Klus. Am Ausgang der Klus, bei Gänsbrunnen, drehten sie in SW-Richtung um die Waldkrete. Eine der Tauben, die blaue, sass hier auf einer Tanne ab. Die Verfolgung der übrigen musste an diesem Punkte um 12.40 Uhr wegen Brennstoffmangel aufgegeben werden.

Zwischen 13.30 und 14.40 Uhr kamen die Tauben mit Ausnahme der schwarzen und der blauen im Schlag an. Die schwarze folgte am Abend, die blaue am folgenden Morgen.

e. *Diskussion*: Überblicken wir den gesamten Verlauf dieses Fluges, der 53 Minuten dauerte, so stellen wir fest, das sich die Tauben zunächst vom Schlage entfernten bis zu einer maximalen Entfernung von 38 km. In einem grossen Kreisbogen drehten sie dann allmählich auf Heimkurs. Der Ort, wo die Verfolgung

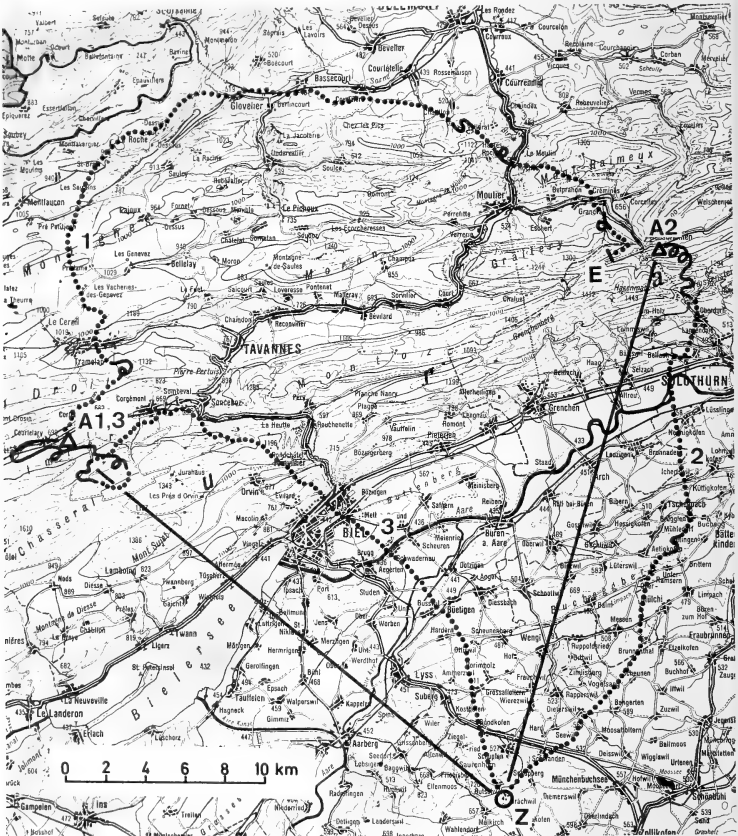


ABB. 6.

Flugweg bei den Verfolgungsflügen Nr. 1, 2, 3/1971. A1, A2, A3: Auflassplätze; E: Ende des Fluges Nr. 1 wegen Brennstoffmangel; Z: Schlag in Gräppli. Die ausgezogenen Linien geben die kürzesten Strecken von den Auflassplätzen zum Schlag an. Äquidistanz der Höhenkurven 100 m. Weitere Erklärungen im Text.

aufgegeben wurde, lag noch 28 km vom Schläge entfernt, also annähernd gleich weit wie der Auflassplatz. Die effektiv geflogene Strecke betrug ca. 54 km, was einer mittleren Geschwindigkeit von ca. 60 km/Std. entspricht.

Verfolgungsflug Nr. 2/71 — 27. Juli 1971, 15.45 bis 16.23 Uhr.

Gänsbrunnen-Grächwil, 28 km, Az. 195°.

Am Nachmittag desselben Tages flogen wir, nachdem wir aufgetankt hatten, für den folgenden Versuch mit 5 andern Tauben aus demselben Schlag nach Gänsbrunnen in die Nähe des Punktes, wo wir die Tauben beim Vormittagsversuch aufgegeben hatten.

a. *Versuchstauben*: 5 einjährige Tauben aus dem Schläge Grächwil; Trainingszustand wie bei den Tieren des Fluges 1/71. 5 verschiedene Farbtypen: blau, blauscheck, dunkelscheck, fahl, schimmel.

b. *Wetter*: Schön, ca. $\frac{1}{2}$ Cumuli, dunstig, Sicht max. 20 km, Temp. ca. 30° C, Baro. red. 763 mm Hg. Schwacher Wind aus SW. Zunehmende Gewittertendenz.

c. *Auflassort*: Die Tauben wurden um 15.45 Uhr bei Gänsbrunnen in der tiefen Synklinale zwischen der ersten und zweiten Kette des Faltenjuras auf 780 m Höhe aufgelassen. Der die Mulde nördlich begrenzende Höhenzug weist mit 1200 m gegenüber dem Talboden eine Überhöhung von rund 400 m in 1,5 km Entfernung auf; die das Tal südlich begrenzende Kette zeigt mit 1300 m eine Überhöhung von rund 500 m in 2 km Horizontaldistanz. Die Heimrichtung führte quer über die südliche Kette.

d. *Verlauf des Fluges*: Die Tauben zogen sofort nach der Auflassung einige Kreise, bei denen sie sehr rasch Höhe gewannen. Ohne der Talmulde zu folgen, bewegten sie sich gegen den Waldhang der Weissensteinkette, dessen höchste Kette sie schon nach 7 Minuten in Heimrichtung überquerten. Sie entwickelten also während dieser Zeit eine durchschnittliche Steiggeschwindigkeit von ca. 70 m/Min. Nach einer Schleife um die oberste Kette begann der rasante Talflug gegen Solothurn. Während dieses Abwärtsfluges, der mit mehreren Schleifen und Kreisen verbunden war, lösten sich zwei Tauben vom Verband; wir verfolgten jetzt nur noch 3 Stück. 12 Minuten nach dem Abflug war die Aareebene bei Solothurn (430 m) erreicht, welche die Tauben in ca. 200 m Höhe überquerten. Von hier an flogen die Tiere in gutem Heimkurs. Nur einmal, bei der Waldkette Punkt 660 m am Bucheggberg, zogen sie einige Schleifen. Die letzten 8 km des Flugweges zeigten direkten Kurs auf den Schlag, bei welchem die drei Tauben um 16.23 Uhr landeten und sofort den Schlag betraten. Die Tauben haben also die in der Leitgerade 28 km messenden Strecke in 38 Minuten bewältigt und dabei

eine Bergkette von 550 m Überhöhung gequert. Die effektiv geflogene Strecke betrug rund 40 km. Auf die effektiv geflogene Strecke bezogen ergibt dies eine mittlere Geschwindigkeit von 63 km/Std, auf die kürzeste Strecke bezogen 44 km/Std. Während des Fluges über dem Mittelland waren die Tiere nie höher über dem Boden als 200 m, aber oft viel tiefer, besonders über ansteigendem Gelände und über Wald.

e. *Diskussion*: Die Heimkehrleistung der Tauben dieses Fluges vom Nachmittag des 27. Juli 1971 war bedeutend besser als diejenige der Tauben von Flug Nr. 1/71 am Vormittag desselben Tages. Waren die Tauben bei Flug Nr. 1/71 nach 53 Minuten noch gleich weit vom Schlage entfernt wie bei der Auffassung (sie hatten sich während 25 Minuten vom Schlage entfernt!), so bewegten sich die Tiere beim Flug Nr. 2/71 von der ersten Minute an in angenäherter Heimrichtung. Die Tauben entstammten demselben Kollektiv und hatten denselben Trainingszustand.

Dieser Unterschied im Verhalten bei den beiden Flügen desselben Tages ist schwerer zu erklären als der Unterschied im Falle der beiden Flüge vom 7. August 1970 (vgl. S. 10). Der 27. Juli 1971 war nicht ein Gewittertag wie der 7. August 1970. Zur Zeit des Nachmittagsfluges lag nach der Gewitterkarte der MZA ein einziger Gewitterherd über dem Jura zwischen Solothurn und Basel, also im Rücken der heimfliegenden Tauben. Es näherte sich aber von NW her eine eigentliche Niederschlagsfront der Schweizer Grenze. Ein allfälliges Ausweichen vor dieser noch fernen Niederschlagszone kann beim Nachmittagsflug das rasche Heimkehren begünstigt haben. Der „Irrflug“ bei der Auffassung vom Vormittag liegt durchaus im Rahmen dessen, was wir auch bei Flügen im Jahre 1969 beobachtet hatten (vgl. WAGNER, 1970, Flüge Nr. 2A und 2B, S. 46 f.)¹.

Verfolgungsflug Nr. 3/71 — 28. Juli 1971, 11.39 bis 12.20 Uhr.

Courtelary-Grächwil, 29 km, Az. 130° (vgl. Abb. 6).

Dieser Flug stellt eine Wiederholung des Fluges Nr. 1/71 dar: Es wurden — mit einer Ausnahme — dieselben fünf Tauben am gleichen Platz zur gleichen

¹ Erst nach Abschluss des Manuskriptes der vorliegenden Arbeit wurde dem Verfasser die Tatsache bekannt, dass im Gebiete des Chasseral eine starke Unregelmässigkeit des Erdmagnetfeldes besteht. Diese wurde entdeckt durch aeromagnetische Präzisionsmessungen, welche die Shell Co. mit der Erlaubnis des eidg. Luftamtes im Sommer 1971 durchführte. Auf den älteren geomagnetischen Karten der Schweiz tritt diese Störung nicht in Erscheinung. Der Auffassplatz Courtelary, von dem aus die Tauben sehr schlecht orientiert abflogen, liegt im Gebiete des grössten West-Ost-Gefälles der Chasseral-Störung: Die Tauben flogen bei den beiden Auffassungen Nr. 1 und 3/1973 zuerst in der Richtung dieses Gefälles aus dem gestörten Gebiet hinaus. Der Auffassplatz Gänsbrunnen (Auffassung Nr. 2/1971), von welchem aus die Tauben sofort Heimkurs einschlugen, liegt dagegen in einem magnetisch völlig homogenen Gebiete.

Die Frage, ob die an den beiden Auffassplätzen Courtelary und Gänsbrunnen beobachteten Unterschiede im Orientierungsverhalten der Tauben auf die Unterschiede im Erdmagnetfeld zurückgeführt werden können oder nicht, soll durch eine besondere Versuchsreihe abgeklärt werden.

Tageszeit aufgelassen wie am Vortage. Verschieden war nur das Wetter: während der Vortag sonnig-wolkig gewesen war, so war der Morgen des 28. Juli vollkommen bedeckt. Im Jura war es jedoch etwas heller, und am Auflassplatz schien die Sonne.

Mit diesem Versuch sollte geprüft werden, ob der grosse Abflugfehler vom Vortag für den Auflassort charakteristisch sei oder nicht.

a. *Versuchstauben*: 5 Tauben aus dem Schlag Grächwil davon 4 vom Flug Nr. 1/71. Nur die blaue wurde ersetzt durch einen « Schimmel ».

b. *Wetter*: Am Auflassplatz ca. $\frac{3}{4}$ bedeckt, Sonne sichtbar, ebenso alle umliegenden Höhen. Temp. 21° C, Baro. red. 767 mm Hg, sehr schwacher Wind aus E.

c. *Verlauf des Fluges*: Im Gegensatz zum Flug vom Vortag wandten sich die Tauben diesmal nach einem kurzen Hin und Her zwischen den Dörfern Courtelary und Cormoret sofort der « richtigen » Talseite zu. Nach 4 Minuten begannen sie mit dem Steigflug, der in unregelmässigen Schleifen schräg zum Berghang verlief. 12 Minuten nach der Auflassung war der Rücken der Chasseralkette bei Punkt 1287 m in gutem Heimkurs erreicht. Merkwürdigerweise drehten die Vögel nun aber um 90° nach rechts ab, suchten hin und her über dem Bergrücken und drehten zurück gegen das Tal der Suze. Nach 18 Minuten befanden sie sich wieder senkrecht über dem Talboden bei Corgémont, jedoch 450 m über Grund. Sie folgten dann während einiger Minuten in grossem Bogen und die Höhe haltend dem Tal, um von Sonceboz aus erneut den Steigflug schräg zur Kette zu beginnen. Ungefähr parallel zur Taubenlochschlucht, jedoch nicht dieser folgend, überquerten sie 25 Minuten nach der Auflassung die Jurakette in 1200 m Höhe, um anschliessend, nach der Überquerung des Rückens von Evilard, rasch gegen Biel abzu- steigen, das sie nach 28 Minuten 450 m über Boden überquerten. Von hier aus flogen sie in fast geradem Heimkurs über die Wälder und Wiesen des Mittellandes. Nach der Überquerung von Biel gingen sie allmählich auf eine Höhe von ca. 150 m über Grund hinunter, welche sie dann während der verbleibenden Strecke ungefähr innehielten. Um 12.20 Uhr langten sie geradlinig im Schlage an. Die fünf Tauben waren während der ganzen Zeit in geschlossenem Verband geflogen.

Sie hatten die in der Leitgeraden 29 km messenden Strecke in 41 Minuten bewältigt und dabei eine Bergkette von 500 m Überhöhung gequert. Die effektiv geflogene Strecke betrug rund 50 km. Auf die effektiv geflogene Strecke bezogen ergibt sich eine mittlere Geschwindigkeit von 73 km/Std., auf die kürzeste Strecke bezogen 42 km/Std. Die grösste Abweichung von der Leitgerade betrug 7 km oder 24%.

e. *Diskussion*: Der Versuch zeigt, dass die gleichen Tauben vom gleichen Auflassort ganz verschieden abfliegen können. Eine Erinnerung vom Vortag kann

in keiner Weise vermutet werden. Die Tauben flogen keine 100 m auf derselben Route wie am Vortag. Die gegenüber dem Vortag grössere Fluggeschwindigkeit (Mittel 72 km/Std. gegenüber 60 bzw. 63 km/Std. am Vortag) kann wohl auf die niedrigere Lufttemperatur zurückgeführt werden (ca. 20° gegenüber fast 30° am Vortag). Am Vortag konnten wir wiederholt beobachten, dass alle Tauben mit geöffnetem Schnabel flogen — vermutlich infolge der Überhitzung —, was bei Flug Nr. 3/71 nicht der Fall war. Bemerkenswert ist ferner, dass es sich bei Flug Nr. 3/71 um einen Flug unter bedecktem Himmel handelte, wobei allerdings die Sonne zeitweise sichtbar war.

Bei diesem Fluge wurde insbesondere nochmals die Frage geprüft, ob sich die Tauben durch die ständige Nähe des Helikopters nicht stören liessen bzw. wie nahe an ihnen dieser fliegen konnte, ohne die Vögel sichtbar zu stören. Das Ergebnis war erstaunlich. Flogen die Tauben einmal auf Kurs, so gelang es, bis auf wenige Meter auf sie aufzuschliessen oder sich seitlich anzunähern, ohne dass sie irgendwelche Fluchtreaktionen zeigten, ja ohne dass sie sich in ihrer Flugrichtung im Geringsten beeinflussen liessen. Einmal näherten wir uns seitlich an die aus fünf Tauben bestehende Gruppe so nahe, dass die nächste Taube genau 2 Meter neben der Kabinentüre flog (Entfernungsmessung mit der Distanzeinstellung des Photoapparates). Es kam auch öfters vor, dass Tauben unmittelbar unter dem Helikopter durchflogen, ohne von der schräg nach hinten unten gerichteten starken Abwärtsströmung behelligt zu werden.

Aufgrund dieser Feststellungen und der Beobachtung des allgemeinen Flugverhaltens der Tauben kann mit Sicherheit ausgeschlossen werden, dass sich die Tauben irgendwie durch den Helikopter in ihrem Heimflugwege beeinflussen liessen.

Unmittelbar nach den Auflassungen, in der Phase der Orientierungsflüge (also etwa innerhalb der «Sichtzeit» der Bodenversuche), war eine so grosse Annäherung an die Tauben wegen ihres meist noch unregelmässigen Fluges gar nicht möglich. Wir versuchten sie auch nicht, da in dieser Phase am ehesten eine Beeinflussung durch den Helikopter angenommen werden könnte.

IV. ÜBERSICHT UND ZUSAMMENFASSUNG

1. Tabelle 1 gibt eine *Übersicht* über alle unsere Helikopterverfolgungsflüge der Jahre 1969, 1970 und 1971. Sie enthält also auch die Flüge, die bei WAGNER (1970) beschrieben sind sowie zwei Flüge (Nr. 4 und 5/1971), die in der vorliegenden Publikation sonst nicht berücksichtigt sind. Sie sollen, da sie einer speziellen Frage gewidmet waren (Flugformation), gesondert publiziert werden.

Ein Verfolgungsflug beginnt jeweils mit der Freilassung eines Kollektivs von Brieftauben aus einem Schlag und endet mit dem Abbruch der Verfolgung, sei

TABELLE 1

*Uebersicht über alle Flüge 1969, 70, 71
(Die Flüge von 1969 sind in WAGNER (1970) im Detail besprochen)*

Nr	Datum	Auflassort	Schlag	Distanz	Dauer der Verfolgung	Ursache des Abbruches
1A	15.7.69	Dübendorf	Bettwiesen	33 km	38 Min	Ankunft im Schlag
1B		Bettwiesen	Wangen	32 km	35 Min	Ankunft im Schlag
2A	16.7.69	Dübendorf	Ursenbach	72 km	115 Min	Brennstoffmangel
2B		Ursenbach	Schalchen	85 km	138 Min	Ankunft im Schlag
3A	17.7.69	Dübendorf	Tiefencastel	110 km	60 Min	Tauben gelandet
3B		Samedan	Bettwiesen	125 km	93 Min	Tauben gelandet
1A ¹	5.8.70	Dübendorf	Tiefencastel	110 km	50 Min	Tauben gelandet
1A ²		Waagtal	Tiefencastel	70 km	20 Min	Tauben gelandet
1B ¹		Samedan	Thalwil	130 km	7 Min	zu rascher Steigflug
1B ²		Muntisché	Thalwil	130 km	35 Min	aus Sicht verloren
2A ¹	6.8.70	Dübendorf	Tiefencastel	110 km	33 Min	Tauben gelandet
2A ²		Gottschalkenberg	Tiefencastel	87 km	8 Min	Tauben gelandet
2B ¹		Ems	Wangen	85 km	19 Min	Tauben gelandet
2B ²		Kunkelspass	Wangen	83 km	8 Min	Tauben gelandet
3A	7.8.70	Kaufdorf	Brig	70 km	88 Min	Brennstoffmangel
3B		Rawilpass	Sand	70 km	27 Min	aus Sicht verloren
1	27.7.71	Courtelary	Grächwil	29 km	53 Min	Brennstoffmangel
2		Gänsbrunnen	Grächwil	28 km	38 Min	Ankunft im Schlag
3	28.7.71	Courtelary	Grächwil	29 km	41 Min	Ankunft im Schlag
4	21.9.71	Mutschellen	Grächwil	83 km	37 Min	Anschluss der Tiere an fremde Haustauben
5		Rothenturm	Bettwiesen	50 km	51 Min	Brennstoffmangel

es wegen Niedergehens der Tauben (8 Fälle), Verlieren der Tauben aus der Sicht (2 Fälle), Brennstoffmangel (4 Fälle), technische Unmöglichkeit der Verfolgung (1 Fall), Anschluss der Tauben an fremde Haustauben (1 Fall) oder bei der Ankunft im Schlag (5 Fälle). Insgesamt wurden so 21 Verfolgungsflüge mit einer

Gesamtdauer von 990 Minuten durchgeführt, was eine mittlere Dauer von 47 Minuten ergibt. Die kürzeste Verfolgung dauerte 7 Minuten, die längste 138 Minuten.

2. Die in der ersten Publikation (WAGNER, 1970) gegebenen *Ergebnisse* der Flüge von 1969 konnten 1970 und 1971 voll bestätigt werden. Die Flüge von 1970/71 verliefen jedoch in dem Sinne weniger erfolgreich als diejenigen von 1969, als viele Flüge (6 von 15 Fällen) wegen Niedergehens der Tauben abgebrochen werden mussten. Nur zwei konnten bis zur Ankunft der Tauben im Schläge durchgehalten werden. Das temporäre *Niedergehen* an tief gelegenen, schattigen Stellen ist besonders an heißen Tagen und in gebirgigem Gelände eine recht häufige Verhaltensweise. Wir führen dies auf eine Wärmestauung zurück und bringen damit das öfters beobachtete Fliegen mit aufgesperrtem Schnabel in Zusammenhang.

3. An einem Tag (7. Aug. 1970) flogen die Tauben ausgesprochen *schlecht orientiert*. Am Vormittag dieses Tages verfolgten sie während langer Zeit einen um 90—180° falschen Kurs, und am Nachmittag verhielten sie sich fast völlig desorientiert. Dieser Tag war ein ausgesprochener Gewittertag. Das Verhalten vom Vormittag kann vermutlich auf die Grosswetterlage, dasjenige am Nachmittag auf lokale Gewitter zurückgeführt werden.

4. Bei den Flügen im Gebirge zeigte sich eine *Vorliebe der Tauben für Felsen* und eine Abneigung gegenüber Schnee: sie kreisten bei Flug Nr. 1B/1970 mehrmals um eine hohe, von Schnee umgebene Felsbastion.

5. Die Frage der *Störung der Tauben durch den Helikopter* konnte mit Gewissheit negativ entschieden werden: es gelang eine seitliche Annäherung an fliegende Tauben bis auf 2 Meter ohne die geringste Änderung ihres Flugverhaltens (vgl. S. 00).

6. Die Flüge Nr. 1A/1970 und 2A/1970 sowie 1/1971 und 3/1971 geben interessante Aufschlüsse zur Frage der *Reproduzierbarkeit der Flüge*. Die Flüge Nr. 1A/1970 und 2A/1970 (vgl. Abb. 1), beide ab Dübendorf mit Tauben aus Tiefencastel, zeigen denselben allgemeinen topographischen Verlauf wie der gleiche Versuch Nr. 3A/1969. Teilweise handelte es sich dabei auch um dieselben Taubenindividuen. Der hohe Grad der topographischen Übereinstimmung dieser Flüge, die in den ersten 40 km eine fast stereotype Rechtsabweichung von 20 bis 40° von der Heimrichtung zeigten, kann nicht auf einen Richtungstrainingseffekt beruhen, da die Versuchstauben nach verschiedenen Richtungen vortrainiert waren. Es muss sich also um einen auf das Orientierungssystem wirkenden weiträumigen Störeinfluss handeln.

Die Versuche 1/1971 und 3/1971 zeigen demgegenüber, dass bei derselben Versuchsanordnung auch völlig verschiedene Flugwege resultieren können, indem

sich die Tauben beim ersten Flug gerade in der Gegenrichtung, beim zweiten in der Heimrichtung entfernten.

7. Versuchen wir eine *Klassifizierung des Heimflugverhaltens*, wobei das Verhalten im Umkreis von ca. 3 km um den Auflassplatz ausser Betracht bleibt, so lassen sich in den Fällen, wo wir die Tauben über genügend lange Strecken verfolgen konnten, die folgenden Kategorien aufstellen:

A. *Abflug gut heimgerichtet* in einem Winkel von $\pm 45^\circ$ von der Heimrichtung: Flüge 1A und 1B/1969, 3A und 3B/1969, 1A und 2A/1970, 2 und 3/1971 (8 Fälle).

B. *Abflug schlecht heimgerichtet*, Einschwenkung auf Heimrichtung in grossem Bogen oder Schleifen: Flüge 2A und 2B/1969, 1/1971 (3 Fälle).

C. *Flug auf anhaltend falschem Kurs*: Flug Nr. 3A/1970 (1 Fall).

8. Über die Verfolgungsflüge im Flachland und im Gebirge wurde ein Dokumentarfilm aufgenommen.

ZUSAMMENFASSUNG

Über dem schweizerischen Mittelland, dem Jura und den Alpen wurden Brieftauben mit einem Helikopter auf ihrem Heimflug verfolgt (21 Verfolgungen mit insgesamt $16\frac{1}{2}$ Flugstunden). Die allgemeinen Ergebnisse der früheren Arbeit (WAGNER, 1970) konnten bestätigt werden: Topographische Strukturen übten nur lokal einen (negativen oder positiven) Einfluss aus, niemals aber im Sinne einer weiträumigen Leitlinienwirkung. Die geflogenen Wege wichen bei verschiedenen Flügen in sehr verschiedenem Grade vom kürzesten Flugweg ab. Völlig desorientiert flogen die Tauben an einem Gewittertag. Die Frage, ob die Tauben durch den sie verfolgenden Helikopter gestört werden, konnte mit Sicherheit negativ beantwortet werden.

SUMMARY

Homing pigeons have been followed by helicopter over the Swiss plateau, the Jura and the Alps (21 flights with a total time of $16\frac{1}{2}$ hours). The general results of the former paper (WAGNER, 1970) have been confirmed: Topographical structures can influence the pigeons' way only locally (and in a positive or negative manner) but never in the sense of long distance leading lines. The actual way home differs, for the different flights, in variable degrees from the shortest possible way. In only one case the pigeons were completely disorientated: it was a day of

heavy electrical disturbances (thunderstorms and hail). The question whether or not the pigeons are influenced in their flight by the presence of the helicopter can be answered definitely in the negative sense.

RÉSUMÉ

Sur le plateau suisse ainsi que dans le Jura et dans les Alpes, des pigeons voyageurs ont été suivis en hélicoptère (21 vols, pour une durée totale de 16½ heures). Les résultats généraux du travail précédent (WAGNER, 1970) ont été confirmés: les structures topographiques n'exercent une influence (positive ou négative) sur le vol des pigeons que localement, jamais dans le sens de lignes directrices de longue distance. La différence entre la route poursuivie et la voie la plus directe possible varie sensiblement à chaque vol. Lors d'un seul de ces vols — pour de graves perturbations électriques (orages, grêle) — les oiseaux ont été complètement désorientés. Il a été prouvé que la présence de l'hélicoptère n'a eu aucune influence sur les pigeons suivis.

LITERATUR

WAGNER, G., 1970. Verfolgung von Brieftauben im Helikopter. *Revue suisse Zool.* 77: 39-60.

Vergleiche auch die dort zitierte Literatur.

Anschrift des Verfassers:

CH-3045 Meikirch BE

Beziehungen zwischen Ovarkapazität, Mutterlarvenlänge und Nachkommenzahl bei der paedogenetischen Gallmücke *Heteropeza pygmaea* (Dipt., Itonididae)¹

von

Dirk F. WENT²

Mit 4 Abbildungen

EINLEITUNG

Bei der paedogenetischen Fortpflanzung der Larve von *Heteropeza pygmaea* sprengen die vom larvalen Ovar produzierten, aus Oozyte, Nährkammer und Follikelepithel zusammengesetzten Eifollikel die Ovarialhülle und fallen in die Haemolymphe der Larve (für eine Übersicht über die Paedogenese von *Heteropeza* s. ULRICH, 1962). Im Blut dieser Mutterlarve findet darauf unter starkem Wachstum der Eier die weitere Oogenese und die anschliessende Embryonalentwicklung statt (IVANOVA-KASAS, 1965; WENT, 1972).

Je nach Ernährung der Larve liefern ihre beiden Ovarien entweder weibliche oder männliche Eier oder beide Typen von Eiern; dementsprechend wird die Mutterlarve entweder Weibchenmutter, Männchenmutter oder Männchen-Weibchenmutter genannt (ULRICH, 1936). Am Ende der Embryonalentwicklung füllen die Embryonen die Mutterlarve, deren Organe fast alle histolysiert sind, vollständig aus. Die weiblichen und männlichen Larven, die aus der toten Hülle der Mutterlarven schlüpfen, lassen sich wegen ihrer unterschiedlichen Grösse und dem ungleichen Augenabstand leicht voneinander unterscheiden.

¹ Herrn Prof. Dr. F.-H. Ullerich danke ich herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

² Zoologisches Institut der ETH Zürich.

Die Endgrösse der Mutterlarve und die Anzahl ihrer Nachkommen variieren in Abhängigkeit von der Ernährung der Larve. Zwischen der Länge der prall gefüllten, unbeweglichen und gut messbaren Mutterlarve und ihrer Nachkommenzahl besteht eine positive Korrelation (ULRICH, 1943). Diese Korrelation kommt dadurch zustande, dass sich nicht alle anfänglich im Ovar vorhandenen Oozyten zu voll ausgewachsenen Embryonen entwickeln, sondern je nach Ernährung der Mutterlarve einige bis viele Oozyten oder Embryonen degenerieren und resorbiert werden (WENT, 1972). Die empirische Korrelationskurve für Weibchenmütter stimmt überein mit einer kubischen Parabel (ULRICH, 1943), welche besagt, dass die Tochterlarvenzahl proportional zur dritten Potenz der Weibchenmutterlänge zunimmt.

Bei der mit *Heteropeza* nahe verwandten paedogenetischen Gallmücke *Miastor* hat NIKOLEI (1961) ebenfalls eine positive Korrelation zwischen Weibchenmutterlänge und Tochterlarvenzahl festgestellt. Allerdings weicht die empirische Korrelationskurve durch Abflachung in ihrem oberen Abschnitt von einer kubischen Parabel ab. Dies bedeutet, dass grosse Mutterlarven relativ weniger Nachkommen haben. NIKOLEI nimmt an, dass die Tochterlarvenzahl limitiert ist, weil das Ovar von *Miastor* nach KAHLE (1908) nur eine beschränkte Anzahl Eier liefert.

Bei *Heteropeza pygmaea* interessieren in diesem Zusammenhang folgende Fragen: 1. Wieviele Oozyten in den Ovarien der Mutterlarve können sich unter optimalen Bedingungen zu weiblichen und/oder männlichen Larven entwickeln? 2. Produziert das Ovar von *Heteropeza* — wie bei *Miastor* — ebenfalls nur eine limitierte Anzahl Eifollikel? 3. Wie verläuft die Kurve, die das Verhältnis von Weibchenmutterlänge und Tochterlarvenzahl zeigt, für grösste Mutterlarven? 4. Worauf basiert die Korrelation und was beinhaltet sie?

Zur Klärung der Fragen 1, 2 und 3 wurden aus vielen Zuchtmethoden diejenigen gewählt, die den Larven optimale Voraussetzungen für die Entwicklung zu Weibchenmüttern, bzw. Männchenmüttern und Männchen-Weibchenmüttern boten. Über Jahre hinweg wurde die Reproduktionsleistung der Larven unter diesen Zuchtbedingungen registriert. Im Rahmen der Untersuchung wurden auch die Entwicklungsdauer der Mutterlarven und die unterschiedliche Entwicklungsleistung von einheitlichem Ausgangsmaterial (Tochterlarven) unter scheinbar gleichen Zuchtbedingungen festgehalten. Die Frage (4) schliesslich wird in der Diskussion aufgegriffen und zu beantworten versucht.

MATERIAL UND METHODE

Unser Versuchsobjekt *Heteropeza pygmaea* Winnertz, Linie 2K (CAMENZIND, 1966), gehört zur Familie der Itonididae (syn. Cecidomyiidae; Diptera). Die

Larven ernähren sich vom Inhalt von Pilzhypen, in unseren Experimenten von *Peniophora albula*. Unsere Zuchtmethode *a* ist identisch mit der Zuchtmethode für Männchen nach CAMENZIND (1962). Allerdings wurden kleine Petrischalen (Durchmesser 4,6 cm) verwendet und je 10 ccm Nährboden (2% Malzextrakt, 2,6% Agar, 95,4% dest. Wasser) eingegossen. Nach 7 Tagen Pilzwachstum auf diesem Nährboden wurden eben geschlüpfte Tochterlarven in die Schalen eingesetzt. Zur Gewinnung dieser Larven wurden einige hundert reife Weibchenmütter aus der Dauerzucht gesammelt und in eine Petrischale auf einem Agar-Wasser-Substrat deponiert. Die gleichzeitig aus einigen Dutzend Weibchenmüttern kriechenden Tochterlarven wurden sofort nach dem Schlüpfen in die kleinen Zuchtschalen umgesetzt. Das Ausgangsmaterial in den Versuchsschalen (die eingesetzten Tochterlarven) stammte demnach durchwegs aus vielen verschiedenen Weibchenmüttern.

Bei der Zuchtmethode *b* verwendeten wir grosse Petrischalen (Durchmesser 8 cm) und einen Pilznährboden bestehend aus 5% Malz, 4% Agar und 91% dest. Wasser. Nach 3 Tagen Wachstum des Pilzes wurden 8 ca. 4 mm lange, reife Weibchenmütter pro Schale eingesetzt. Wir benutzten diese Methode auch für unsere Dauerzucht, also für die Zucht der Weibchenmütter. Bei dem angegebenen Zuchtmedium handelt es sich um dasjenige, das sich nach Versuchen mit vielen anderen Medien als optimal für die paedogenetische Fortpflanzung herausgestellt hatte. Es gelang uns, mit diesem Medium grössere Larven zu züchten, als mit dem « Vollmedium » Nr. 4 nach MONARD (1964), das sich aus Salzen, Spurenelementen, Vitaminen und Aminosäuren zusammensetzt. Es traten allerdings in unserer Zucht immer wieder einige, meist sehr grosse Männchenmütter und Männchen-Weibchenmütter auf.

Sämtliche Larven wurden bei der Dauerzucht und bei den Experimenten im Dunkeln bei 25° C gehalten.

Um die Zahl der Nachkommen und deren Geschlecht zu bestimmen, wurden die Mutterlarven nach ihrem Steifwerden, etwa 12 Std. vor dem Schlüpftermin der Nachkommen, auseinandergerissen.

BEFUNDE

Bei einer ersten Versuchsreihe wurden je 100 Larven in 8 kleine Petrischalen mit Zuchtmedium *a* eingesetzt, wo sie sich zu Weibchenmüttern, Männchenmüttern und Männchen-Weibchenmüttern entwickelten. Neben der Auszählung der Nachkommenzahlen der Mutterlarven wurde auch die Entwicklungsdauer vom Schlüpfen der Larven bis zur Reifung registriert (Abb. 1). Wie schon ULRICH (1943) feststellte, benötigen die Männchenmütter und Männchen-Weibchenmütter mehr Zeit bis zur Reifung als die Weibchenmütter, was wohl damit zusammenhängt,

dass die Embryonalentwicklung der grösseren männlichen Embryonen längere Zeit beansprucht als diejenige der weiblichen Embryonen. Erstaunlich ist dabei, dass bei den Männchen-Weibchenmüttern die weiblichen Embryonen, die den männlichen Embryonen in der Entwicklung deutlich voraus sind, gleichzeitig mit ihren männlichen Geschwistern schlüpfen.

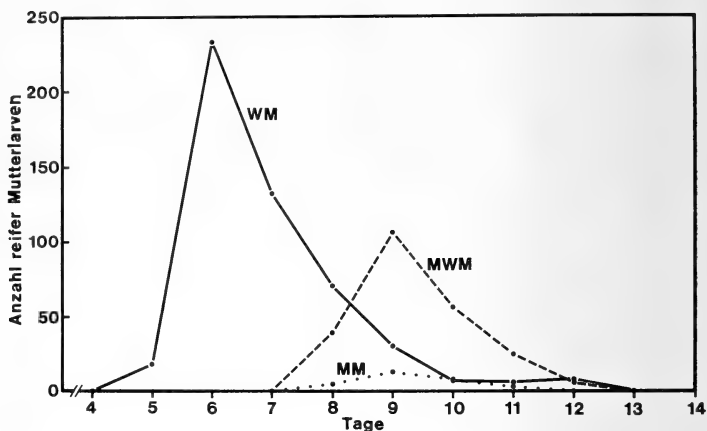


ABB. 1.

Vergleich der postembryonalen Entwicklungsdauer der drei Mutterlarventypen. Der Schlüpfmoment der 800 beim Versuch verwendeten Tochterlarven wurde als Zeit Null gesetzt. In der Zeichnung eingetragen ist der Zeitpunkt, zu dem die reifen Mutterlarven zwecks Bestimmung und Zählung der Nachkommenschaft jeweils auseinandergerissen wurden. Dies geschah ca. 12 Std. vor dem normalen Schlüpftermin der Nachkommenschaft, so dass die in der grafischen Darstellung eingezeichnete Entwicklungsdauer gegenüber der normalerweise realisierten um 12 Std. zu kurz angegeben ist. Von den 800 Tochterlarven entwickelten sich 504 zu Weibchenmüttern (WM), 29 zu Männchenmüttern (MM) und 232 zu Männchen-Weibchenmüttern (MWM). Weitere 23 Tochterlarven frassen anscheinend nicht und entwickelten sich (erst sehr spät) zu Mutterlarven mit nur je einer Tochterlarve; sie sind in der Darstellung nicht berücksichtigt. 12 Tochterlarven konnten nicht mehr aufgefunden werden.

Die verschiedenen, bei diesem ersten Experiment gefundenen Nachkommen-Kombinationen der Weibchenmütter, Männchenmütter und Männchen-Weibchenmütter sind in Abb. 3 enthalten. Die bei dem folgenden zu besprechenden Versuch gefundenen Nachkommen-Kombinationen sind ebenfalls in Abb. 3 enthalten. Das Experiment soll uns aber noch dazu dienen aufzuzeigen, wie sich auch bei striktem Konstanthalten der kontrollierbaren Umweltfaktoren der Anteil der Tochterlarven, der sich in einer Schale zu Weibchenmüttern, Männchenmüttern oder Männchen-Weibchenmüttern entwickelte, nicht voraussagen liess. Aus einer

grösseren Serie von Zuchtschalen mit unterschiedlicher Besetzungsdichte sei hier das Ergebnis von 2 Zuchtschalen herausgegriffen: je 140 Tochterlarven wurden in 2 kleine Petrischalen (Zuchtmethode *a*) eingesetzt. Obwohl den Larven in beiden Schalen scheinbar in jeder Hinsicht gleiche Zuchtbedingungen geboten wurden, zeigt Abb. 2, dass die Larven der beiden Petrischalen sich recht unterschiedlich entwickelten. In Schale 1 entwickelten sich 95 Weibchenmütter, 44 Männchen-Weibchenmütter und keine Männchenmütter; in Schale 2 zählten wir 39 Weib-

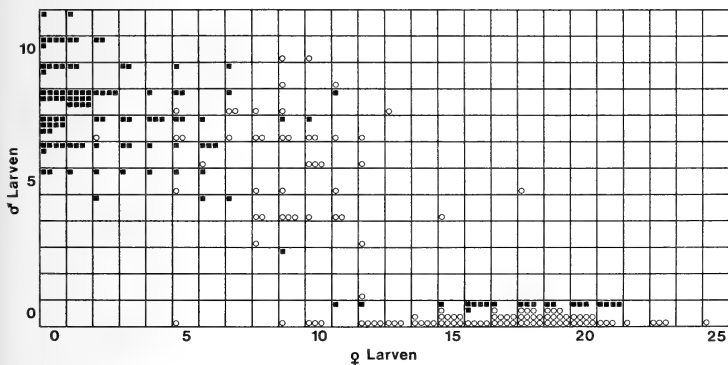


ABB. 2.

Unterschiedliche Produktion von weiblichen und männlichen Nachkommen von unter gleichen Zuchtbedingungen aufgewachsenen Mutterlarven. Jeder Kreis (o) gibt die Anzahl weiblicher und/oder männlicher Nachkommen von jeweils einer untersuchten Mutterlarve aus Schale 1 an, jedes Viereck (■) das Entsprechende aus Schale 2. Nähere Erläuterungen s. Text.

chenmütter, 65 Männchen-Weibchenmütter und 36 Männchenmütter. In beiden Petrischalen wurden 18 Mütter nicht ausgezählt; sie konnten jedoch alle als Weibchenmütter bestimmt werden. In den 121 ausgezählten Mutterlarven der Schale 1 hatten sich 268 männliche und 1704 weibliche Larven entwickelt, in den 122 ausgezählten Mutterlarven der Schale 2 747 männliche und 590 weibliche Larven. Der eklatante Unterschied in den beiden Schalen bezüglich der Produktion von männlichen und weiblichen Larven (es wurden allerdings 2 Extremfälle aus den Versuchsserien herausgegriffen) muss auf Umweltfaktoren in den Zuchtschalen zurückzuführen sein, da das Ausgangsmaterial für beide Schalen völlig einheitlich war (s. Material und Methode). Offensichtlich spielen die Einflüsse der nicht kontrollierbaren Umweltfaktoren bzw. des Mikromilieus einer Petrischale eine wichtige Rolle bei der Determination einer Tochterlarve zur Weibchenmutter, Männchenmutter oder Männchen-Weibchenmutter.

In Abb. 3 sind neben den Nachkommen-Kombinationen, die in den beiden vorher besprochenen Experimenten gefunden wurden, auch diejenigen enthalten, welche vor allem bei der Untersuchung von sehr grossen, reifen Mutterlarven — aus vielen anderen Zuchtschalen — gefunden wurden. Der Darstellung kann u. a. entnommen werden, dass — um die Höchstzahlen zu nennen — eine Weibchenmutter mit 47 Tochterlarven, eine Männchenmutter mit 19 männlichen Larven und eine Männchen-Weibchenmutter mit 17 Tochterlarven und 19 männlichen

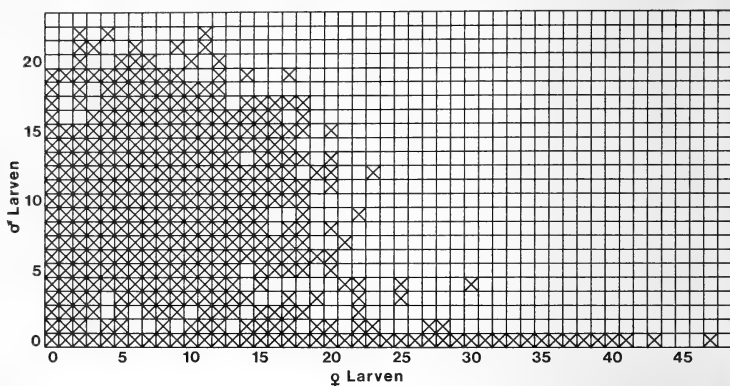


ABB. 3.

Sämtliche bei der von uns verwendeten Linie von *Heteropeza pygmaea* aufgefundenen Nachkommen-Kombinationen in Weibchenmüttern, Männchenmüttern und Männchen-Weibchenmüttern. Jedes Kreuz zeigt eine wenigstens einmal festgestellte Nachkommen-Kombination in einer Mutterlarve.

Larven entdeckt wurden. Bei einer entsprechenden Ausdehnung des Versuchs wäre es wohl ohne weiteres möglich, die « Löcher » in der Darstellung stopfen zu können, m. a. W. die zwischen den vorhandenen Kombinationen noch fehlenden zu entdecken.

Um die Frage beantworten zu können, wie viele Eifollikel die Ovarien von *Heteropeza pygmaea* maximal liefern können, wurden über einen Zeitraum von ca. 4 Jahren die jeweils grössten Weibchenmütter den Zuchtschalen der Dauerzucht entnommen und gemessen; daraufhin wurde die Nachkommenzahl festgestellt. Für die Dauerzucht wurden optimale Zuchtbedingungen (Zuchtmethode *b*) geboten. Es war auffallend, dass im Verlaufe der Zeit immer grössere Weibchenmütter auftraten und dass auch die festgestellte Maximalzahl der Nachkommen sich mit der Zeit stetig erhöhte. In Abb. 4 ist die Anzahl der Nachkommen in Abhängigkeit der Länge der Mutterlarven dargestellt.

Das umgekehrte Verfahren, nämlich das Auftragen der Weibchenmutterlänge in Abhängigkeit der Nachkommenzahl, wie es z. B. von ULRICH (1943) praktiziert wurde, um so auch die Korrelationskurven der Männchen-Weibchenmütter mitauftragen zu können, ist in unserem Falle unstatthaft und würde eine, vor allem im unteren und oberen Abschnitt, völlig abweichende und irrige Korrelationskurve ergeben.

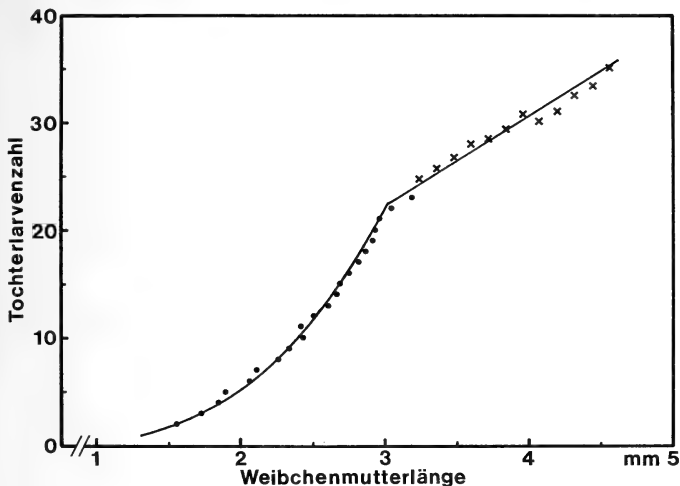


ABB. 4.

Korrelationskurve für Weibchenmutterlänge und Tochterlarvenzahl. Für die Darstellung des oberen Teils der Kurve wurden je 25 Weibchenmütter mit einer Länge von $3,2 \text{ mm} \pm n \times 0,04 \text{ mm}$ ($n = 1$ bis 35) aus den Zuchtschalen herausgesucht. Für eine Wertangabe (Kreuz) wurden 3 aufeinanderfolgende Klassen mit je 25 Weibchenmüttern zusammengefasst. Die Daten für kleinere und mittelgroße Weibchenmütter (Punkte) stammen von 809 untersuchten Weibchenmüttern aus anderen Versuchen und zeigen gute Übereinstimmung mit der eingezeichneten kubischen Parabel $N = 1,2 (L - 3,6)^3$, bei der N für die Tochterlarvenzahl und L für die Weibchenmutterlänge (mm) steht (s. ULRICH, 1943).

Die Korrelationskurve zeigt in ihrem oberen Bereich keine Fortsetzung der kubischen Parabel, die den unteren und mittleren Abschnitt der Kurve kennzeichnet, sondern einen ungefähr geradlinig ansteigenden Verlauf.

DISKUSSION

Die Ovarkapazität

Frisch geschlüpfte Larven der von uns untersuchten Linie von *Heteropeza pygmaea* enthalten nach CAMENZIND (1966) 15–20 Oozyten pro Ovar; PANELIUS

(1968) gibt für eine andere Linie 12—14 Oozyten pro Ovar an. Die höchste Anzahl Nachkommen einer Weibchenmutter, die von uns festgestellt wurde, belief sich auf 47. Daraus lässt sich folgern, dass das Ovar der von uns untersuchten Linie unter guten Bedingungen zumindest 24 Oozyten produzieren kann. Die von uns gefundene Höchstzahl der männlichen Larven in einer Männchenmutter war 19, in einer Männchen-Weibchenmutter 22. Wir können somit nicht ausschliessen, dass alle männlichen Eier in einer Männchenmutter, bzw. Männchen-Weibchenmutter von jeweils einem der beiden Ovarien einer Larve geliefert wurden.

Die von uns erhaltene Korrelationskurve, welche die Beziehung zwischen Weibchenmutterlänge und Tochterlarvenzahl darstellt, zeigt in ihrem oberen Abschnitt (Werte über 3,2 mm) weder die Fortsetzung der kubischen Parabel (nämlich des unteren Teils der Kurve) noch die typische Abflachung einer Sigmoid-Kurve. Eine Sigmoid-Kurve würde auf eine beschränkte Anzahl Oozyten im Ovar der frisch geschlüpften Larve hinweisen, eine reine kubische Parabel dagegen auf ein unbeschränktes Potential an Oozyten. Nun zeigt aber die Kurve im oberen Bereich einen ungefähr geradlinig ansteigenden Verlauf. Wir erklären dies damit, dass das Ovar einer gerade geschlüpften Larve zwar eine limitierte Anzahl Oozyten besitzt und auch bei guter Ernährung der Larve keine zusätzlichen Oozyten liefern kann, dass jedoch die Anzahl der Oogonienteilungen im späten Embryo bei optimaler Ernährung der Mutterlarve gesteigert werden kann. Damit würde sich auch die Anzahl entwicklungsfähiger Oozyten in den Ovarien frisch geschlüpfter Larven erhöhen. Bei einer eventuell möglichen weiteren Verbesserung der Zuchtmethode sollten demnach nicht nur die Endlänge der Mutterlarven, sondern auch die Anzahl ihrer F_2 -Nachkommen zunehmen.

Analyse des parabelförmigen Abschnitts der Korrelationskurve

Die empirische Korrelationskurve für Weibchenmutterlänge und Nachkommenzahl (in ähnlicher Form auch für Männchenmütter und Männchen-Weibchenmütter und die Anzahl ihrer Nachkommen nachweisbar; ULRICH, 1943) zeigt im unteren und mittleren Bereich den Verlauf einer kubischen Parabel. Dies besagt, dass die Tochterlarvenzahl proportional der dritten Potenz der Weibchenmutterlänge zunimmt. Das Volumen der Weibchenmütter kann, dank dem konstanten Längen-Breitenverhältnis, aus den Längenangaben annähernd berechnet werden (ULRICH, 1943). Es lässt sich zeigen, dass zwischen dem Volumen der Weibchenmütter und der Anzahl ihrer Nachkommen eine positive lineare Korrelation besteht. Diese Korrelation impliziert, dass die aus kleinen und mittelgrossen Weibchenmüttern schlüpfenden Tochterlarven durchschnittlich gleich gross sind.

Wir nehmen an, dass die konstante Grösse der schlüpfenden Larven die Folge einer begrenzten Reaktionsnorm der Embryonen für embryonales Wachstum

darstellt. Diese Annahme wird durch folgende Befunde gestützt: Nicht nur wurden bei unzureichender Ernährung der Embryonen *in vivo* und *in vitro* (s. WENT, 1971) nie *kleinste* Larven ausgebildet (die Embryonen degenerieren vorzeitig), sondern es fehlt anscheinend auch die Potenz zum *unbegrenzten* embryonalen Wachstum. Wird z. B. bei einer wachsenden *Heteropeza*-Larve eine Anzahl ihrer Oozyten oder Embryonen durch Röntgenbestrahlung abgetötet (s. WENT und WÜGLER, 1972), so sind die restlichen weiterwachsenden Embryonen dank der jetzt viel grösseren zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge pro Embryo zwar breiter, jedoch nicht länger als Embryonen, welche in unbestrahlten Weibchenmüttern heranwachsen (WENT, unveröffentlicht). Häufig machen solche « dicken » Tochterlarven einen anormalen Eindruck und sind ihrer Fülle wegen in der Bewegung behindert. Die vorhandene Nahrungsmenge in bestrahlten Weibchenmüttern (Fettkörperzellen) wird im übrigen meistens nicht aufgebraucht.

Unsere damit gut begründete Annahme eines prädeterminierten, sich in einem bestimmten Rahmen haltenden embryonalen Längenwachstums erklärt zwar das Zustandekommen der Korrelation zwischen Mutterlarvenlänge und Nachkommenzahl und somit die konstante Länge schlüpfender Tochterlarven; unbekannt bleibt jedoch die Ursache für die phylogenetische Herausbildung dieses Systems. Ob der einheitlichen Grösse der schlüpfenden Tochterlarven irgendeine Bedeutung zukommt, ist unklar; bei einigen anderen paedogenetischen Gallmücken ist ja diese Korrelation nicht ausgeprägt (NIKOLEI, 1961).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Unter optimalen Zuchtbedingungen für die *Heteropeza*-Larve kann das Ovar zumindest 24 Oozyten produzieren. Wir fanden Höchstzahlen von 47 Tochterlarven in einer Weibchenmutter und 19 männlichen Larven in einer Männchenmutter; eine Männchen-Weibchenmutter enthielt 17 Tochterlarven und 19 männliche Larven.

2. Die Korrelationskurve für Weibchenmutterlänge und Tochterlarvenzahl zeigt in ihrem oberen Bereich für sehr grosse Mütter den Verlauf einer aufsteigenden Gerade. Es wird angenommen, dass durch die hier verwendete, verbesserte Zuchtmethod die Anzahl der Oogonienteilungen im späten Embryo erhöht wird, so dass die frisch geschlüpfte Larve mehr Oozyten pro Ovar besitzt.

3. Die Übereinstimmung der Korrelationskurve (im unteren und mittleren Abschnitt) mit einer kubischen Parabel impliziert eine durchschnittlich konstante Länge aller frisch geschlüpfen Tochterlarven aus kleinen bis mittelgrossen Weibchenmüttern. Die Korrelation zwischen Weibchenmutterlänge und Tochterlarvenzahl wird als die Folge einer begrenzten Reaktionsnorm der Embryonen für embryonales Wachstum interpretiert.

SUMMARY

1. Under optimum rearing conditions of the *Heteropeza* larva its ovary can produce at least 24 oocytes. We found maximum numbers of 47 daughter larvae in a female-mother and 19 male larvae in a male-mother; one male-female-mother contained 17 daughter larvae and 19 male larvae.

2. The correlation between the length of female-mothers and their number of progeny with respect to very large mother larvae is in accordance with a straight line. It is assumed that as a result of the improved culture method the number of oogonial divisions at the end of embryogenesis increases. Thus, newly hatched larvae contain more oocytes per ovary.

3. The accordance of the correlation curve (in its lower and middle part) with a cubical parabola implies a constant average length of all daughter larvae newly hatched from small to medium sized female-mothers. According to our interpretation this correlation is the result of a limited reaction norm of the embryos for embryonic growth.

RÉSUMÉ

1. Sous des conditions de culture optimum pour la larve de *Heteropeza* l'ovaire peut produire 24 oocytes au moins. On a trouvé des nombres maximum de 47 larves ♀ dans une larve gynopare et 19 larves ♂ dans une larve andropare; une larve amphipare contenait 17 larves ♀ et 19 larves ♂.

2. Pour de très grandes larves gynopares, la partie supérieure de la courbe de corrélation entre la longueur des mères et le nombre de larves ♀ obtenues se transforme en une droite ascendante. On suppose que le nombre des divisions des oogoniums à la fin d'embryogenèse est augmenté par la méthode de culture employée.

3. L'accord de la courbe de corrélation (dans sa partie inférieure et moyenne) avec une parabole cubique implique une longueur moyenne constante de toutes les larves ♀ qui viennent d'éclore de mères gynopares de dimensions petites à moyennes. La corrélation entre la longueur d'une mère gynopare et le nombre de larves ♀ est interprétée comme résultat d'une norme de réaction limitée des embryons pour la croissance embryonnaire.

LITERATUR

- CAMENZIND, R. 1962. Untersuchungen über die bisexuelle Fortpflanzung einer paedogenetischen Gallmücke. *Revue suisse Zool.* 69: 377-384.
- CAMENZIND, R. 1966. Die Zytologie der bisexuellen und parthenogenetischen Fortpflanzung von *Heteropeza pygmaea* Winnertz, einer Gallmücke mit paedogenetischer Vermehrung. *Chromosoma* 18: 123-152.
- IVANOVA-KASAS, O. M. 1965. Trophic connections between the maternal organism and the embryo in paedogenetic Diptera (Cecidomyiidae). *Acta biol. hung.* 16: 1-24.
- KAHLE, W. 1908. Die Paedogenesis der Cecidomyiden. *Zoologica Stuttg.* 55: 1-80.
- MONARD, D. 1964. L'influence du champignon nourricier sur le développement des larves d'*Heteropeza pygmaea*, une Itonidide à pédogenèse. *Unveröffentlichte Diplomarbeit ETH Zürich.*
- NIKOLEI, E. 1961. Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzung heterogoner Gallmücken unter experimentellen Bedingungen. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 50: 281-329.
- PANELIUS, S. 1968. Germ line and oogenesis during paedogenetic reproduction in *Heteropeza pygmaea* Winnertz (Diptera: Cecidomyiidae). *Chromosoma* 23: 333-345.
- ULRICH, H. 1936. Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der heterogenen Cecidomyide *Oligarces paradoxus*. *Z. VererbLehre* 71: 1-60.
- ULRICH, H. 1943. Über den Einfluss verschiedener, den Ernährungsgrad bestimmender Kulturbedingungen auf Entwicklungsgeschwindigkeit, Wachstum und Nachkommenzahl der lebendgebärenden Larven von *Oligarces paradoxus* (Cecidom., Dipt.). *Biol. Zbl.* 63: 109-142.
- ULRICH, H. 1962. Generationswechsel und Geschlechtsbestimmung einer Gallmücke mit viviparen Larven. *Verh. dt. Zool. Ges.*: 139-152.
- WENT, D. F. 1971. *In vitro* culture of eggs and embryos of the viviparous paedogenetic gallmidge *Heteropeza pygmaea*. *J. exp. Zool.* 177: 301-312.
- WENT, D. F. 1972. Zeitrafferfilmanalyse der Embryonalentwicklung *in vitro* der vivipar paedogenetischen Gallmücke *Heteropeza pygmaea*. *Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org.* 170: 13-47.
- WENT, D. F. and F. E. WÜRGLER. 1972. Sterilization of paedogenetic *Heteropeza* larvae with X-rays. *Experientia* 28: 100-101.

Adresse de l'auteur :

Zoologisches Institut (I) der Universität
Röntgenring 10
D-8700 Würzburg
Deutschland

Stygohyphantes (?) *noricus* n. sp.,
eine neue Baldachinspinne aus Österreich
(Arachnida, Aranei, Linyphiidae)

von

Konrad THALER und Anton POLENEC

Mit 30 Abbildungen

Unsere Kenntnisse über die sehr versteckt lebenden, kataskaphischen (VERHOEFF, 1929: 51) wie mikroavernikolen (POLENEC, 1970), auch in Höhlen eindringenden ¹ *Troglohyphantes*-Arten der Ostalpen wurden seit FAGES meisterhafter Darstellung der Gattung (1919) wesentlich erweitert (BRIGNOLI, 1971a; JANETSCHEK, 1956; THALER, 1967). Bisher gehören diese sämtlich der IV. und V. Gruppe der Gattung (im Sinne FAGES) an. Zu unserer freudigen Überraschung erhielten wir nun von Herrn Albert Ausobsky (Bischofshofen) eine weitere, davon völlig isolierte Art aus den Nördlichen Kalkalpen Salzburgs, die Beziehungen zu einer Gruppe jugoslawischer Höhlenformen (*Stygohyphantes* Kratochvil) erkennen läßt.

Dank: Wir möchten dem Entdecker dieser schönen Art, Herrn A. Ausobsky (Bischofshofen) auch für sein stetes araneologisches Interesse und das Entgegenkommen, seine Aufsammlungen Thaler zur Durchsicht anvertraut zu haben, herzlichst danken.

Stygohyphantes (?) *noricus* n. sp.

Fig. 1-24 (Fig. 25-30: *Stygohyphantes* (?) n. sp. von Ljutomer, zum Vergleich)

Diagnose: Eine Art der Gattungsgruppe *Troglohyphantes*/*Stygohyphantes* mit folgenden Besonderheiten: ♂-Cephalothorax mit Borstenkamm, Zähnchen des hinteren Klauenfurchenrandes der ♂-Cheliceren verschmolzen, Lamella char.

¹ FAGE (1919: 74): « Les grottes sont en réalité d'excellents pièges à *Troglohyphantes* que les biospéologues se contentent d'exploiter ».



FIG. 1-9.

Stygohyphantes (?) noricus n. sp. 1, 2: ♂-Chelicere von vorn und von hinten. 3: ♀-Chelicere von vorn. 4: Zähnen des hinteren Falzrandes der ♀-Chelicere. 5: ♂-Cephalothorax von lateral. 6, 7, 8: Cymbium von retrolateral, von prolateral und von dorsal. 9: ♂-Taster-Tibia von dorsal. Maßstäbe: 0.1 mm.

Fig. 17—20, ♂-Taster-Tibia Fig. 9, 16, Epigyne mit kurz gestieltem Scapus und schmaler Mittelplatte.

♂: Gesamt-Länge 3.3 mm. — Färbung: mehr minder einfarbig-bleich, Abdomen weisslich, Cephalothorax und Beine gelblich-bräunlich. — Cephalothorax: Länge 1.58, seine grösste Breite 1.25 mm. Profil: Fig. 5; Kopfpartei gewölbt, ihre Mittelborsten zu einem « Borstenkamm » verlängert, Augenfeld ebenfalls lang beborstet. Augen pigmentiert, HA-Reihe leicht recurv, HMA und SA circa doppelt so gross wie die VMA. — Cheliceren: Fig. 1, 2; vorderer Falzrand mit 3 wohlausgebildeten Zähnen, die Zähnchen des hinteren Falzrandes mit Ausnahme des deutlich abgesetzten Medialzähnchens zu einer mehrzackigen Lamelle verschmolzen, Schrilleisten vorhanden.

Beine: I/IV/II/III. Femora I-IV mit je 1-er dorsalen (I: 0.48, IV: 0.32), I zusätzlich mit 1-er prolateralen (0.61), Tibien I-IV mit je 2 dorsalen (I: 0.35/0.78, IV: 0.26/0.66), I zusätzlich mit 1-em Paar lateraler (0.72), II zusätzlich mit 1-er retrolateralen (0.66), Metatarsen I-IV mit je 1-er dorsalen (I: 0.38, IV: 0.37) Stachelborste(n). Metatarsen I-III mit je 1-em Becherhaar (I: 0.31, III: 0.29). Beim Gros der vorliegenden Exemplare zeigen sich noch, zumeist asymmetrisch, weitere Stachelborsten an den Femora I (je 1-e dorsal und/oder prolateral), II (1-e dorsal) und an den Tibien III und/oder IV (je 1-e pro- und/oder retrolateral, etwas proximal der dorsal-distalen inserierend).

Absolute Masse der Beinglieder (mm):

	Fe.	Pat.	Ti.	Mt.	Ta.	Ges.-L.
I	2.20	0.51	2.42	2.21	1.19	8.53
II	2.00	0.49	2.05	1.93	1.03	7.50
III	1.72	0.43	1.59	1.61	0.82	6.17
IV	2.22	0.41	2.25	2.12	1.05	8.05

Palpus: Patella (Fig. 7) mit kräftiger Dorsalborste. Tibia: Fig. 9, 16; circa 1.3 mal länger als distal breit, ventral konvex, dorsal-distal zu einer niederen Apophyse erhoben, mit 2 retrolateralen und 1-em dorsalen Becherhaar(en). Cymbium: Fig. 6—8; sein Proximalende abgeschrägt, dessen prolaterale Ecke spitz-konisch, die seichte Dorsalfurche proximal einer niederen, warzig skulpturierten Aufwölbung. Paracymbium: Fig. 6, 13, 14; Hinterkante des Querasts verstärkt, vorspringend, Endast mit Retrolateralwulst und vorn-ventral wie bei den Arten der II. Gruppe FAGES kurz schuppenförmig vorragend. Median Apophysis: Fig. 15; schwach gebogen, mit schmalem Seitenkiel. Radix: Fig. 23, 24; proximal mit feinen Emergenzen besetzt, eine Erweiterung im Verlauf des Sperophors fehlt. Lamella char.: Fig. 17—20; Aussenast basal als flacher Lobus endend, mit U-förmigem Endstück, dessen aufsteigender Schenkel sich auf halber Höhe nach vorn krümmt, Innenast stark entwickelt, in seiner proximalen Hälfte

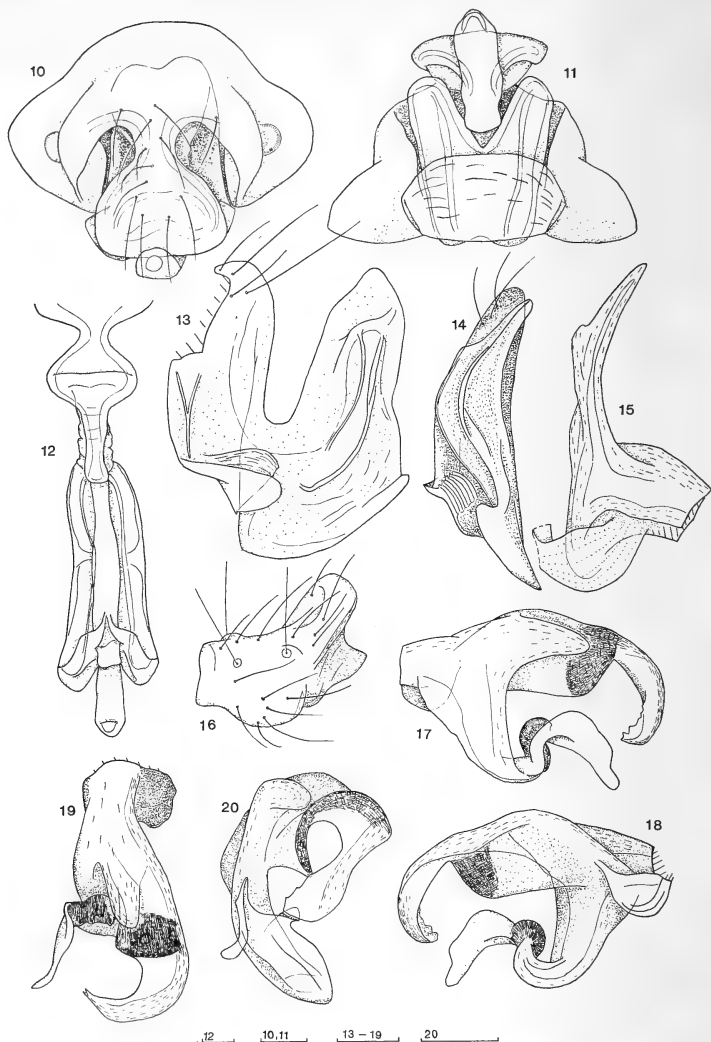


FIG. 10-20.

Stygohyphantes (?) *noricus* n. sp. 10, 11: Epigyne von ventral und von aboral. 12: Scapus, entfaltet. 13, 14: Paracymbium von retrolateral und von vorn. 15: Median Apophysis. 16: ♂-Taster-Tibia von retrolateral. 17-20: Lamella char. von retrolateral, von prolateral, von dorsal und von vorn. Maßstäbe: 0.1 mm.

lamellös verbreitert, die Verjüngungsstelle auffallend schwärzlich, seine Innenkante sklerotisiert und terminal fingerförmig nach retrolaterad verlängert. Embolus: Fig. 21—24; im Halbkreis gekrümmt, an seiner Verbindung zur Radix ein absteigender Zahn, mit flügelartig vorgezogener Prolateralkante, die distal an einem schlanken, auswärts gebogenen Fortsatz endet, an dessen Spitze der Spermorphor mündet.

♀: Gesamt-Länge 3.5 mm. — Färbung: wie beim ♂. — Cephalothorax: Länge 1.57, seine grösste Breite 1.11 mm, ähnlich wie beim ♂ gestaltet, die Mittelborsten des Caput und die Augenfeldborsten jedoch kurz. — Cheliceren: Fig. 3; vorderer Falzrand mit 3 kräftigen Zähnen, hinterer Falzrand mit 4—5 getrennten, nicht zu einer Lamelle verschmolzenen Zähnchen (Fig. 4). Pedipalpen: 1.86 (0.57 + 0.22 + 0.33 + 0.74) mm.

Beine: IV/I/II/III, ihre Bewehrung mit Stachelborsten wie beim ♂, Stellung des Becherhaares auf Metatarsus I (III) 0.35 (0.30).

Absolute Masse der Beinglieder (mm):

	Fe.	Pat.	Ti.	Mt.	Ta.	Ges.-L.
I	1.93	0.50	2.00	1.75	1.08	7.26
II	1.79	0.49	1.74	1.64	0.96	6.62
III	1.60	0.42	1.41	1.39	0.77	5.59
IV	2.09	0.44	2.03	1.83	1.01	7.40

Epigyne: Fig. 10—12. Zunächst an *Leptyphantes pisai* Miller und *L. centromeroides* Kulczynski (DELTCHEV, 1972; DUMITRESCO et GEORGESCO, 1970; THALER, 1973; beides Arten ähnlicher Lebensweise) gemahnend, jedoch aboral von einer niederen Mittelplatte nur zur Hälfte verschlossen. Scapus kurz gestielt, sein Proximalabschnitt „weinglasförmig“, Endabschnitt lang, in Ruhelage hufeisenförmig dorsad eingefaltet, mit schmalem auf- und lamellös verbreitertem, durch eine ventrale Mittelrippe verstärktem absteigendem Schenkel, terminal tief eingeschnitten, mit langem « Stretcher ».

Beziehungen: *S. (?) noricus* n. sp. erinnert nach der Epigyne (Scapus gestielt) zwar an *T. orpheus* (Simon) (V. Gruppe), zeichnet sich jedoch gegenüber sämtlichen ostalpinen *Troglohyphantes*-Arten durch den Geschlechtsdimorphismus der ♂-Cheliceren und die eigentümliche Lamella char. aus. Beziehungen zu den westalpinen Formen anderer bzw. noch ungeklärter Gruppenzugehörigkeit¹ bestehen ebenfalls nicht. Die Verschmelzung der Zähnchen des hinteren Klauenfurchenrandes der ♂-Cheliceren findet sich aber noch bei *Stygohyphantes Kratochvil* (1948; Mitteldalmatien, Bosnien, in Höhlen), weitere Übereinstimmungen

¹ BRIGNOLI (1971 a, b): *T. caporiaccoi* Brignoli, *T. nigraerosae* Brignoli, *T. rupicaprae* Brignoli, *T. vignai* Brignoli.

dazu bieten Cymbium und Lamella. Abweichend ausgebildet sind bei *Stygohyphantes* s. str. ♂-Cephalothorax (1. cit.: 7, « semblable à celle de la femelle », also wohl ohne Borstenkamm), Embolus (1. cit.: 8 und Fig. 5D, « à son extrémité, prolongée en avant en une avance conique obtuse, séparée de l'extrémité du style par une concavité profonde et dépassant en avant l'ouverture du tube séminifère ») und Epigyne (Scapus ungestielt).

Glücklicherweise können wir nun eine weitere, anscheinend ebenfalls neue Art, *Stygohyphantes* (?) n. sp., berücksichtigen, die Polenec in Nordost-Slowenien (Slovenske gorice, bei Ljutomer) in Buchen-Mischwäldern mit mächtiger Förna bei der Suche nach Mikrokavernikolen 1972 entdeckte. Diese entspricht unserer nordalpinen Form in ♂-Cephalothorax (Borstenkamm), ♂-Cheliceren, Cymbium und Paracymbium, ihre ♀♀ besitzen einen länger gestielten Scapus mit querovaler Palette (Fig. 25). Unterschiede betreffen die ♂-Taster-Tibia (Fig. 28), besonders aber Lamella char. (mit lamellös-dünnem Aussen- und stark verkürztem Innenast, Fig. 26, 27) und Embolus. Dieser ist gestreckt und terminal zu zwei durch eine Ausrandung getrennten, sich überkreuzenden Fortsätzen verlängert, deren pro-lateraler vom Spermophor durchzogen wird (Fig. 29, 30). *S.* (?) *noricus* n. sp. und *Stygohyphantes* (?) n. sp. stimmen, abgesehen von Lamella char. und Embolus, weitgehend überein. Da sowohl der Embolus von *Stygohyphantes* (?) n. sp. als auch die Lamella von *S.* (?) *noricus* n. sp. wie Cymbium und ♂-Cheliceren beider Arten Beziehungen zu *Stygohyphantes* s. str. zu belegen scheinen, glauben wir die tiergeographisch bedeutsame Zuordnung unserer zwei Formen zu dieser mitteldalmatinischen Höhlengattung trotz der verbleibenden Unterschiede (♂-Cephalothorax, Epigyne) vorschlagsweise vornehmen zu können.

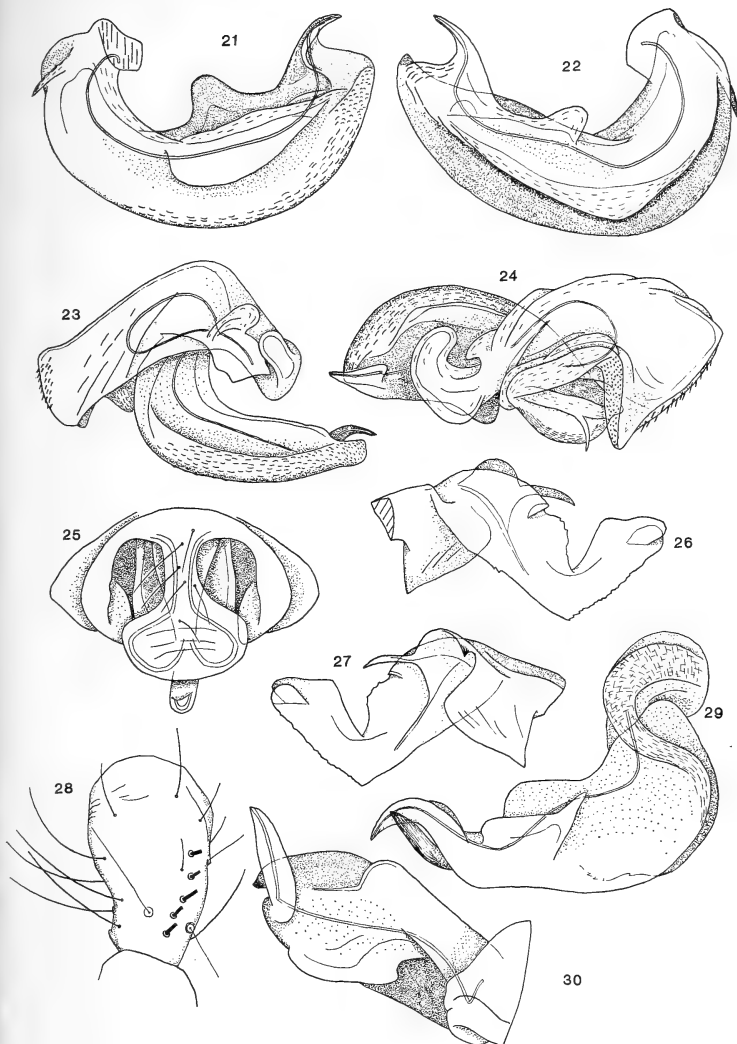
« Il est remarquable de constater que les *Stygohyphantes* sont des cavernicoles vivantes isolément dans des grottes très éloignées l'une de l'autre » (KRATOCHVIL, 1948: 6). Wir erwarten von einer weiteren Explorierung der jugoslawischen Fauna die Entdeckung zumindest geographisch intermediärer Formen, zumal *T. diurnus* KRATOCHVIL (1932, 1948:6; Slowenien: Slavonska Požega, Bucerca jama bei Reichenberg) « semble avoir les affinités avec les *Stygohyphantes* ». Die mit der Aufnahme unserer beiden Formen verbundene Erweiterung des Gattungskonzepts

FIG. 21-30.

Stygohyphantes (?) *noricus* n. sp. 21, 22: Embolus von retrolateral/dorsal und von prolateral/ventral. 23: Radix von dorsal, Embolus von retrolateral. 24: Radix von prolateral/ventral, Embolus von dorsal.

Stygohyphantes (?) n. sp. 25: Epigyne von ventral. 26, 27: Lamella char. von retrolateral und von prolateral. 28: ♂-Taster-Tibia von dorsal, die 5 langen dorsalen Hauptborsten sind nur angedeutet. 29, 30: Embolus von prolateral und von dorsal.

Maßstäbe: 0.1 mm.



deutet allerdings an, dass eine Revision des umfangreichen Nachbargenus *Troglohyphantes* zu einer Neubewertung des taxonomischen Ranges von *Stygohyphantes* führen könnte (DEELEMEN-REINHOLD, 1973).

Verbreitung und Vorkommen: Sämtliche Funde gelangen mittels Barberfallen in den Nördlichen Kalkalpen Salzburgs, in montanen und subalpinen Lagen: Elsbethen 640 m (Felsschlucht, Buchen-Tannenmischwald), Radstadt 1060 m, Hochkönig-Mühlbach 1670, 1980 m. — *S. (?) noricus* n. sp. fehlt in den italienischen und slowenischen Südalpen (unveröff. Aufsammlungen beider Verf.), wir halten ihn sowohl wegen seiner taxonomischen Beziehungen wie auch als vermutlichen Endemiten der Nordostalpen für eine Art von erheblichem faunengeschichtlichem Interesse (HOLDHAUS, 1954).

Fundorte und Material¹ von *S. (?) noricus* n.sp.: Österreich, Salzburg. Elsbethen 640 m bei Salzburg-Stadt (3 ♀; 7.VI.—25.VII.1968. Coll. Th.; 1 ♀ PMSL). Radstadt 1060 m (8 ♂, 3 ♀; 23.IV.—8.VIII.1971. ♂-Holotypus, 2 ♂, 2 ♀ MHNG; 1 ♂ NMW; 1 ♂ SMF; 1 ♂ Coll. Ausobsky, 2 ♂, 1 ♀ Coll. Th.). Mühlbach am Hochkönig, SSW unter Mitterfeldalm 1670 m (1 ♂; 21.IV.—25.V.1971. PMSL), Mandlwand ober Arthurhaus 1980 m (1 ♂, 1 ♀; 21.IV.—25.V.1971. NMB). Sämtliche leg. A. Ausobsky, Barberfallen.

SUMMARY

Stygohyphantes (?) noricus n. sp. from Salzburg, Austria, is described and illustrated. Its affinities to *Stygohyphantes* Kratochvil, hitherto only known from Middle Dalmatia and Bosnia, are discussed.

SCHRIFTEN

- BRIGNOLI, P. M. 1971a. Note su ragni cavernicoli italiani (Araneae). *Fragm. ent.* 7 (3): 121-229.
- 1971b. *Troglohyphantes nigraerosae* n.sp., nuova specie d'alta quota delle Alpi Graie (Araneae, Linyphiidae). *Fragm. ent.* 7 (4): 285-288.
- DEELEMEN-REINHOLD, C. L. 1973. Subterranean evolution and distribution pattern in the Linyphiid genus *Troglohyphantes* Joseph, with special reference to the Yugoslavian species. *C. R. 5^e Congr. intern. Arachn. Brno* (1971): 89-97.
- DELTCHEV, C. 1972. A contribution to the study of spiders (Araneae) from the caves in Bulgaria II. Genus *Lepthyphantes* in Bulgarian caves. *Bull. Inst. Zool. Mus. (Acad. Bulg. Sc.)* 36: 137-147.

¹ Es wird nur der Holotypus bezeichnet, die übrigen Exemplare gelten selbstverständlich als Paratypen. MHNG = Muséum d'Histoire naturelle, Genève; NMB = Naturhistorisches Museum, Basel; NMW = Naturhistorisches Museum, Wien; PMSL = Prirodoslovni Muzej Slovenije, Ljubljana; SMF = Senckenberg-Museum, Frankfurt.

- DUMITRESCO, M. et M. GEORGESCO 1970. Révision des représentants du genre *Troglohyphantes* des grottes de Roumanie. — E. G. RACOVITZA, Livre du centenaire. *Acad. R.S.R., Bucarest* : 313-331.
- FAGE, L. 1919. Etudes sur les Araignées cavernicoles. III. Le genre *Troglohyphantes*. *Arch. Zool. exp. gén.* 58: 55-148, pl. 2-8.
- HOLDHAUS, K. 1954. Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. *Abh. zool.-bot. Ges. Wien* 18: 1-493, Taf. 1-52.
- JANETSCHEK, H. 1956. Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere. *Öst. zool. Z.* 6 (3/5): 421-506.
- KRATOCHVIL, J. 1932. [Sur quelques araignées de Slavonie centrale]. *Bull. Inst. Nat. Agronom. Brno (C)* 23: 1-16.
- 1948. Etude sur les Araignées cavernicoles du genre *Stygohyphantes* gen. nov. *Věst. čsl. zool. Spol.* 12: 3-24.
- POLNEC, A. 1970. Zur Kenntnis der mikrokavernikolen Spinnen-Arten Sloweniens. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris* (2) 41, Suppl. 1 (1969): 201-204.
- THALER, K. 1967. Zum Vorkommen von *Troglohyphantes*-Arten in Tirol und dem Trentino (Arachn., Araneae, Linyphiidae). *Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck* 55: 155-173.
- 1973. Über vier wenig bekannte *Leptyphantes*-Arten der Alpen (Arachnida, Aranei, Linyphiidae). *Archs. Sci. Genève* 25 (3): 289-308.
- VERHOEFF, K. W. 1929. Studien über Ökologie und Geographie der Diplopoden hauptsächlich der Ostalpen. 112. Diplopoden-Aufsatz. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 15 (1/2): 35-89.

Adresses des auteurs :

Institut für Zoologie
Universitätsstr. 4
A-6020 Innsbruck
Oesterreich

Prirodoslovni Muzej Slovenije
Presernova 20
Yu-61000 Ljubljana
Jugoslawien

Beitrag zur Kenntniss der Liodidae /Coleoptera/ Afrikas.

von

Josef HLISNIKOVSKÝ *

Mit 15 Abbildungen

Cyrtusiola gen. n.

Mit ähnlicher Fühlerform wie bei der Gattung *Cyrtusa* Er.; das 7. Fühlerglied (2. in der fünfgliedrigen Keule) ist sehr klein, linsenförmig, schwer sichtbar, sodass die Fühler scheinbar 10gliedrig sind. Kopf auf der Unterseite mit deutlichen Fühlerfurchen. Kiefertaster 4gliedrig: 1. sehr klein; 2. länglich, aber schmal, etwa doppelt so lang wie breit; 3. breit, eichelförmig, fast 3mal so breit wie das 2.; 4. an der Basis schmaler als das 3., etwa 3mal so lang wie hier breit, gegen das Ende verjüngt, mit abgerundeter Spitze. Fühler 11gliedrig; das erste und zweite Glied viel stärker als die Geissel; Keule deutlich abgesetzt. Vorderbrust kurz, in der Mitte mit niedrigem Kiel, der aber die anstossenden Vorderhüften kaum trennt; diese schräg, hinten schmal geschlossen, aussen winklig erweitert. Trochantinus klein, freiliegend. Mittelbrust sehr kurz. Hinterbrust lang, länger als die Mittelschenkel breit. Der Hinterbrustfortsatz, welcher die Mittelhüften spitz dreieckig teilt, mündet in einen bootförmigen Mittelbrustfortsatz, welcher, von der Seite gesehen, kielartig steil abfällt. Die Hinterbrust ist sehr fein punktiert, ohne grosse Punkte entlang des Vorder- und Hinterrandes. Die Epimeren von den Epipleuren ganz bedeckt. Die Hinterhüften sind schmal getrennt. Bauch mit 5 Segmenten, ohne Punktreihen an den Rändern. Epipleuren vorne schmal, etwa so breit wie die Vorderschienen, nach hinten allmählich sich verengend, bis zur Flügeldeckenspitze reichend. Vorderschienen abgeflacht, mit Längsdorsalfurche nach vorne stark erweitert, an der Aussenkante ohne grosse Dornen (die grösste

* Gestorben am 24. Mai 1972.

Schienenbreite verhält sich zur Aussenkantenlänge wie 5:13). Mittelschienen kurz, stark verbreitert (die grösste Schienenbreite verhält sich zur Aussenkantenlänge wie 8:15), auf der Aussenseite mit zahlreichen, sehr starken Dornen; Enddorn sehr lang, so lang wie das 1. Tarsenglied, mit nach innen abgebogener Spitze. Hinterschienen weniger stark erweitert (die grösste Schienenbreite verhält sich zur Aussenkantenlänge wie 6:18), weniger dicht bedornt. Tarsenzahl: ♀ 3—3—3. Die Flügeldecken sind dadurch ausgezeichnet, dass sie keine Punktreihen tragen, sondern fein, zerstreut punktiert sind; in den Punkten stehen sehr feine, kurze, dunkle Härchen. Flügel normal entwickelt.

Typusart: *Cyrtusiola punctatipennis* sp. n.

Verbreitung: Die einzige, bisher bekannte Art wurde in Rhodesien, gesammelt. Über ihre Lebensweise ist bislang nichts bekannt.

Die neue Gattung gehört infolge der Tarsenzahl in die Nähe der Gattung *Aglyptinus* Cock, unterscheidet sich aber leicht durch die Fühlerkeulenbildung, durch die ganz andere Körperform, durch die stark verbreiteten Schienen. Weitere Unterschiede werden sich bestimmt in der Aedoeagusform ergeben, sobald das ♂ bekannt sein wird. Von der Gattung *Cyrtusa* Er., der sie durch die Fühlerkeule und die Schienenbildung ähnelt, leicht zu unterscheiden durch die Tarsenzahl, durch die Flügeldeckenskulptur, durch das Mesosterum usw. Von *Isoplastinus* Port., mit dem sie die scheinbar 10gliedrige Fühler und die verbreiteten Schienen gemeinsam hat, vor allem durch die Tarsenzahl, durch die Flügeldeckenskulptur und durch die Körperform verschieden.

***Cyrtusiola punctatipennis* sp. n. (Abb. 1, 2)**

Kurzoval, stark gewölbt, glänzend. Kastanienbraun; Taster, Beine und Fühlergeissel gelbrot.

Kopf gross, flach gewölbt, ohne Eindrücke; an den Augen nur um die Hälfte schmaler, wie das Halsschild breit. Mehr als doppelt an den Augen breiter, als einschliesslich der Mandibeln lang (27:13). Augen, die die vordere Kopfecke bilden, klein. Clypeus durch eine deutliche Bogenlinie von der Stirn getrennt, die bis fast zu einer durch den Vorderrand der Augen gelegten Ebene reicht; vorne gerade abgestutzt. Fein zerstreut, am Scheitel schütterer punktiert (die Punkte stehen um 1—2 Durchmesser gegenseitig entfernt); nicht genetzt. Fühler kurz, Keule kürzer als die Geissel: 1. und 2. Glied lang, tonnenförmig, doppelt so lang wie breit; 2. Glied so lang wie 3 + 4; 3. Glied kurz, viel kürzer als 4 + 5, welche etwas länger als breit sind; 6. breiter als lang; 7. Schalenförmig, breiter als lang; 8. linsenförmig, so breit wie das 7. schwer sichtbar; 9. länger als das nächste, aber schmaler, doppelt so breit wie lang; 10. fast 2½mal so breit wie lang, breiter als das Endglied, welches sehr kurz, schopfförmig ist; die Glieder 7, 9, 10 sind in der vorderen Hälfte dunkel.

Halsschild kurz, gewölbt, mehr wie $1\frac{1}{2}$ mal so breit als lang (42:25), schmaler als die Flügeldecken. Vorderrand in der Mitte etwas nach vorne ausgebuchtet. Von der Seite gesehen ist die Vorderecke abgerundet, der Seitenrand gerade und die Hinterecke abgerundet. Von der Seite gesehen tritt auch die Farbe besser hervor: die Mitte zeigt einen dunkelkastanienbraunen Fleck, an welchen sich ringsherum eine hellere Fläche anschliesst, während die Ränder wiederum dunkel

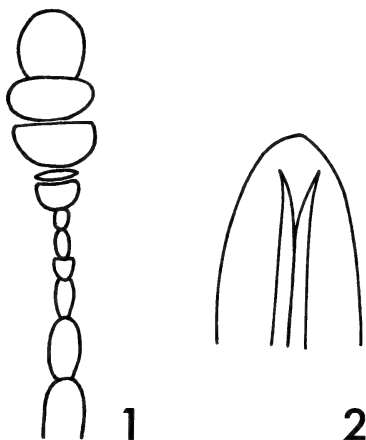


ABB. 1 und 2.

Cyrtusiola gen.n. *punctatipennis* sp.n. — 1. Fühler des ♀. — 2. Letztes Genitalsegment des ♀.

gebändert sind. Etwas stärker und zerstreuter punktiert als der Kopf, nicht genetzt.

Flügeldecken stark gewölbt, nur wenig länger als zusammen breit (50:48). Die Schultern sind rechteckig, abgerundet, mit der Halsschildhinterecke einen Zwickel bildend; der Seitenrand liegt nicht in einer Flucht mit dem Halsschildseitenrand. Ohne grosse Punkte auf den Epipleuren. Ziemlich fein (fast so stark wie das Halsschild), aber dichter punktiert (Punkte stehen um 2—3 Durchmesser gegenseitig entfernt). Nicht genetzt.

Länge: 1,6—1,7 mm. Breite 1,1 mm.

Verbreitung: Melsetter, Umtali, Rhodesien, alt. 1700 m, leg. R. Mussard, II. 1969. 1 ♀ Holotypus, 1 ♀ in Mus. Genève; 2 ♀ Paratypen in coll. Hlisnikovsky.

***Liodes* (s. str.) *africana* sp. n. (Abb. 3-5)**

Länglichoval, ziemlich gewölbt, braunrot, glänzend, Fühler, Taster und Tarsen gelbrot, die Keulenglieder sind meist vorne schmal dunkel gebändert.

Der Kopf ist flach gewölbt, am Scheitel leicht muldenförmig vertieft. Clypeus

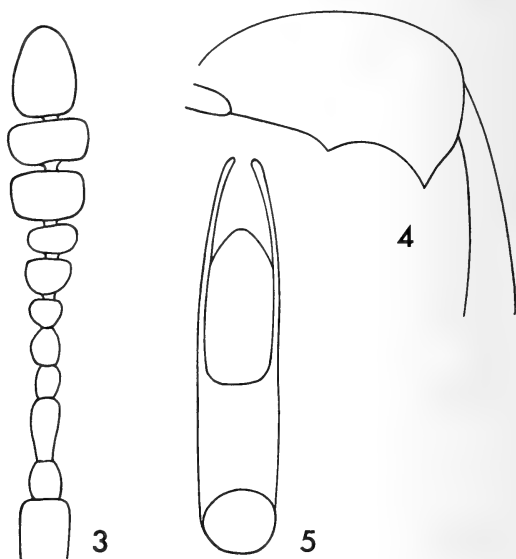


ABB. 3 bis 5.

Liodes (s.str.) *africana* sp.n. — 3. Fühler des ♂. — 4. Hinterschenkel des ♂. — 5. Aedoeagus.

von der Stirn durch eine deutliche Bogenlinie abgetrennt, vorne gerade abgestutzt. Oberlippe in der Mitte tief eingebuchtet. Augen gross, fast doppelt so lang wie von oben gesehen breit. Am Scheitel befinden sich jederseits 2 grosse Punkte. Ziemlich stark und dicht punktiert (die Punkte stehen um 1—2 Durchmesser gegenseitig entfernt). Nicht genetzt oder mit Mikropunkten. Fühler kurz, zierlich: 3. Fühlerglied lang, schlank, länger als die zwei nächsten zusammen; Keule schmal, aber alle Glieder breiter als lang; das letzte Glied fast um $\frac{1}{3}$ schmaler als das 10.

Halsschild stark glänzend, schmaler als die Flügeldecken, mehr als $1\frac{1}{2}$ mal so breit wie lang. Von oben gesehen ist die grösste Breite in der Mitte. Von der

Seite gesehen ist der deutlich gerandete Seitenrand von der Mitte nach Hinten gerade verengt und bildet mit der Flügeldeckenbasis einen deutlichen, spitzen Winkel, während die Hinterecke abgerundet ist; gegen die Vorderecke ist der Seitenrand stärker verengt; diese ist abgerundet, nicht vorgezogen. Der Hinterrand vor den Hinterecken gerade, nicht ausgebuchtet. Ziemlich dicht (Punkte stehen um $1-1\frac{1}{2}$ Durchmesser gegenseitig entfernt), mässig stark punktiert; entlang des Hinterrandes, von der Hinterecke beginnend, mit je 4—6 grossen Punkten. Mikroskopisch fein, hautartig genetzt; gegen die Seiten wird die Netzung deutlicher.

Flügeldecken länglichoval, mehr als um $\frac{1}{3}$ länger als zusammen breit. Schultern rechtwinklig, abgerundet. Mit 8 geraden Reihen kleiner, dicht stehender Punkte (in der 3. Reihe stehen etwa 35 Punkte), auch die 6. und 7. Reihe reicht bis zur Basis. Die Zwischenräume sind glatt, mit sehr feinen Punkten, die in der Länge etwa um den Durchmesser eines Punktes der Reihen gegenseitig entfernt stehen. In den abwechselnden Zwischenräumen stehen 6—8 grössere Punkte, die aber schwächer sind wie die der Hauptreihen. Ohne Humeralreihe; hier aber mit sehr feinen Querrissen. Mit, bis ins erste Drittel reichendem Nachtstreifen, in welchem die Punkte der ersten Reihe vertieft stehen. Seitenrand nicht bewimpert. Alle Schienen ohne Längsleisten; Vorderschienen wenig verbreitert, Mittelschienen kurz, stark bedornt und die Hinterschienen gerade, ziemlich stark verbreitert und bedornt. 1. Hintertarsenglied so lang wie die zwei nächsten zusammen, mit fast parallelen Seiten; 2. und 3. Glied wenig keulig. Folgende, an allen mir vorliegenden Stücken ermittelten Masse ergeben im Durchschnitt folgendes: Halsschildbreite: Kopfbreite 1,73; Halsschildbreite: Flügelbreite 0,82; Halsschildbreite: Halsschildlänge 1,6; Hinterschienenlänge: Hintertarsenlänge 1,56; Vorderschienenlänge: Vordertarsenlänge 1,7. Flügel normal.

Männchen: Vordertarsen leicht erweitert. Hinterschenkel sehr breit, am Apikalende mit spitzem Zahn und in der Mitte ausserdem mit einem dreieckigen, kleineren Zahn. Aedoeagus kurz, mit fast parallelen Seiten. Der Mittelteil häutig und nur die Seiten sind deutlich chitinisiert.

Länge: 2,2—2,6 mm. Breite: 1,2—1,4 mm.

Verbreitung: Melsetter, Umtali, Rhodesien, alt. 1700 m, leg. R. Mussard, II. 1969 1 ♂ Holotypus, 5 ♂, 9 ♀ Paratypen in coll. Mus. Genève; 2 ♂, 2 ♀ Paratypen in coll. Hlisnikovsky.

Es ist dies die erste Liodesart aus Zentralafrika. Sie ist charakterisiert durch das Fehlen der schiefen Humeralreihe und gehört zur Gruppe der *rhaetica* Er., *cinnamomea* Panz., *oblonga* Er., *cribricollis* Port., *takeii* Nak., *rufipes* Gebl., *lateritia* Mannh., *ruficlavis* Hlisn. Von allen diesen Arten unterscheidet sie sich aber durch die Strigosität im Raume der Schulter, durch 8. und 7. Streifen, durch die Aedoeagusform, die im zentralen Teile häufig ist und vor allem durch die Grösse.

Popeus gen. n. (Abb. 6-12)

Kurzoval, gewölbt, mit Kugelvermögen. Kopf flach gewölbt, ohne Eindrücke. Clypeus von der Stirn mehr oder weniger deutlich getrennt. Vor den Augen mit deutlichem Seitenwulst. Augen halbkugelig, deutlich aus der seitlichen Kopfwölbung vortretend. Oberlippe kürzer als der Clypeus, vorne abgerundet, mit einigen längeren Borsten. Fühler 11gliedrig, lang, mit mehr oder weniger deutlicher 5gliedriger Keule. Kopf auf der Unterseite mit deutlichen Fühlerfurchen. Mandibeln stark, spitz, auf der Aussenseite leicht buckelig abgerundet und beborstet; auf der Innenkante ohne Zahn; gegen die Basis mit schmaler Membran, die mit kurzen Börstchen besetzt ist; darunter mit breiter Mahlfläche. Kiefertaster 4gliedrig: 1. kugelförmig, sehr klein; 2. asymmetrisch vorne fast doppelt so breit wie hinten, länger als vorne breit; 3. länger als das 1. und 2. zusammen, doppelt so lang wie breit; Endglied schmaler als das 3. und auch kürzer, mehr als doppelt so lang wie breit, vorne abgerundet. Aussenlade länger als die Innenlade, schmal, mit abgesetztem Basalstück, am oberen Ende mit Büscheln von Borsten. Innenladen mit hornigem Basalteil, an den sich eine schmale Membran anschliesst, die seitlich beborstet ist und am Ende ein grosses Borstenbüschel trägt. Lippentaster 3gliedrig: 1. keulenförmig; 2. breiter als das 1., etwas länger; 3. sehr schmal, zugespitzt. Zunge mit horniger Basis und schmaler, häutiger Membran, die mit sehr kurzen Borsten besetzt ist. Kinn breit, trapezförmig. Kehle mit querer Mulde. Vorderbrust sehr kurz, in der Mitte mit dornförmig vorgezogenem Fortsatz. Vorderhüpfen zapfenförmig vortretend, aneinanderstossend; Hüftenhöhlen hinten offen. Episterna deutlich bis zu den Hüftenhöhlen reichend. Mittelbrust sehr kurz, in der Mitte mit deutlichem, vorne steil abfallendem Kiel. Mittelhüften ziemlich breit getrennt, quer; Episterna bis zu den Hüften reichend, Epimeren sehr schmal. Hinterbrust sehr lang, in der Mitte fein, an den Seiten stark punktiert und mikroskopisch fein quergerieft; an den Seiten kaum verlängert, der Metasternalfortatz kurz; am Hinterrand in der Mitte dreieckig eingebuchtet. Die Hinterhüften nur schmal getrennt. Bauch beim Männchen mit 6, beim Weibchen mit 5 Segmenten, wobei das 1. Segment das längste ist. Halsschild gewölbt, schmaler als die Flügeldecken. Schildchen gross, dreieckig. Flügeldecken mit 8 vertieften Punktreihen. Schienen kürzer als die Schenkel, ohne Dornen, mit Dorsalleiste, ohne Borstenreihe. Tarsen beim Männchen und beim Weibchen 3—3—3. Hintertarsen flachgedrückt, 1. Glied lang, aber kürzer als die zwei nächsten zusammen. Epipleuren schmal, vorne schmaler als die Mittelschenkel breit, nach hinten allmählich verschmälert, aber bis zur Flügeldeckenspitze reichend. Flügel normal.

Typusart: *Popeus mirabilis* sp. n.

Verbreitung: Afrika.

Die Gattung steht ganz isoliert da. Durch die Antennalfurchen und die Bein-

form gehört sie zu den Agathidiini. Durch die hinten offenen Hüftenhöhlen der Vorderbeine, durch die breit getrennten Mittelhüften und dem steil abfallenden Kiel, durch die Fühlerform, durch die in beiden Geschlechtern dreigliedrigen Tarsen und durch die auf den Flügeldecken in vertieften Rillen stehenden Punktreihen bildet sie ein besonderes Glied, dessen genaue Stellung erst nach Untersuchung der Mundteile aller Gattungen wird geklärt werden können.

Die Gattung gestatte ich mir zu Ehren des Herrn Dr. R. D. Pope, F.R.E.S. vom British Museum (Natural History) London zu benennen.

Die mir bislang bekannten Arten der Gattung lassen sich wie folgt unterscheiden:

- 1/2/ Stirn ohne mikroskopische Querriefung. Halsschild mit mikroskopisch feinen Punkten. Flügeldeckenzwischenräume mikroskopisch fein punktiert, die abwechselnden mit feinen Punkten. Halsschild doppelt punktiert: einmal sehr fein, einmal stark, unregelmässig zerstreut. 2,1—2,2 mm. Mashonaland, Rhodesien *mirabilis* sp. n.
- 2/1/ Stirn mit mikroskopischer Querriefung. Halsschild ohne mikroskopisch feine Punkte.
- 3/4/ Halsschild doppelt punktiert: einmal fein und sehr dicht, einmal stark, unregelmässig zerstreut. Zwischenräume der Punktstreifen der Flügeldecken flach, mikroskopisch fein und zerstreut punktiert, ausserdem mit unregelmässig zerstreuten Punkten. 2,5—2,6 mm.
Nigeria *nigericus* sp. n.
- 4/3/ Halsschild einfach punktiert und zwar dicht, ziemlich fein. Zwischenräume der Punktstreifen der Flügeldecken flach, am Grunde glatt, das heisst ohne Mikropunkten; fein zerstreut punktiert, in den abwechselnden Zwischenräumen mit 3—5 grösseren Punkten. 2,2—2,4 mm.
Ghana *ghanicus* sp. n.

Popeus mirabilis sp. n. (Abb. 6-11)

Rotbraun, Fühler, Taster und Beine gelbrot. Kopf an den Augen doppelt so breit wie lang. Clypeus durch eine schwarz umbänderte Querlinie von der Stirn getrennt. Mit doppelter Punktierung: einmal ziemlich stark, zerstreut (die Punkte stehen um 1—2 Durchmesser gegenseitig entfernt), einmal fein, dichter. Ohne mikroskopische Querriefung. Fühler lang, bis über den Halsschildhinterrand reichend, mit langen Borstenhaaren; mit flacher, 5gliedriger Keule: 1. lang, röhrenförmig, fast dreimal so lang wie breit; 2. nur wenig schmaler als das 1., etwa 2 $\frac{1}{2}$ mal so lang wie breit; 3. viel schmaler als das 2., leicht keulenförmig, so lang wie das 5.; 4. kürzer, länger als breit, an der Innenseite leicht dreieckig

erweitert; 6. kürzer als das 5., an der Innenseite dreieckig erweitert; 7. asymmetrisch, becherförmig, etwas länger als breit; 8. etwas länger als das 7., breit, in der Mitte leicht dreieckig nach Innen erweitert; 9. zunächst mit einem kurzen, hals-

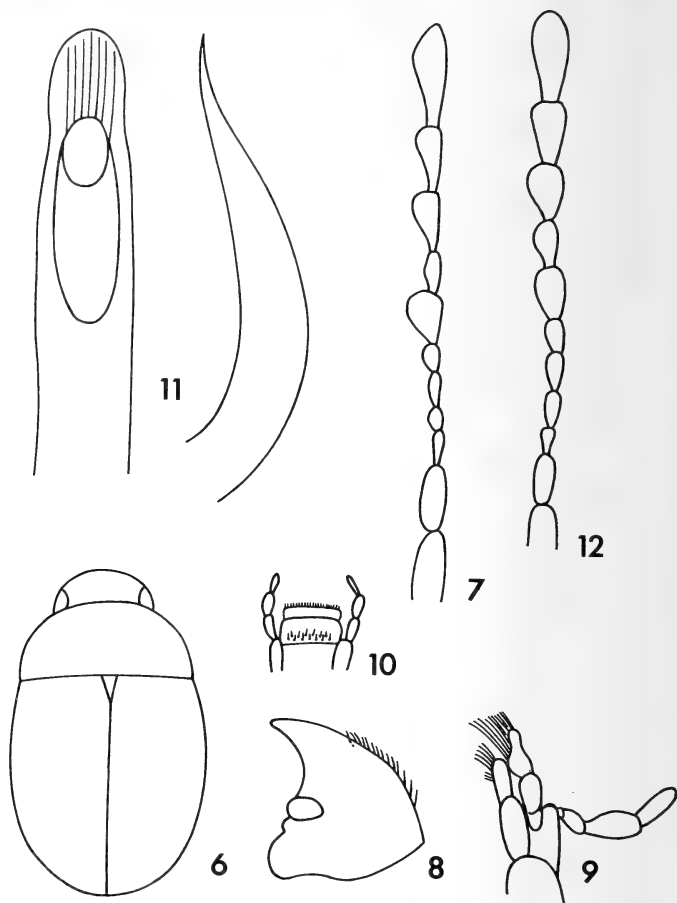


ABB. 6 bis 12.

Popeus gen.n. — Abb. 6 bis 11. *P. mirabilis* sp.n. — 6. Habitus des ♂. — 7. Rechte Fühler des ♂. — 8. Mandibel des ♂. — 9. Innen-, Aussenladen und Taster. — 10. Zunge und Lippentaster. — 11. Aedoeagus bei Ventral- und Lateralansicht. — 12. *P. nigericus* sp.n., rechte Fühler des ♂.

artigem Stück, dann nach innen erweitert; 10. etwas länger als das 9., nur schmaler; Endglied asymmetrisch, lang, abgeflacht, nur wenig kürzer als die zwei vorhergehenden zusammen.

Halsschild gewölbt, schmaler als die Flügeldecken, fast $2\frac{1}{2}$ mal so breit wie lang; die grösste Breite liegt im letzten Fünftel; entlang des Seitenrandes mit einem leichten Längseindruck. Vorderrand in der Mitte abgerundet vorgezogen, äusserst fein gerandet; unterhalb der Augen zur vorgezogenen Vorderecke leicht eingebuchtet. Von der Seite gesehen ist die Vorderecke spitzwinklig, abgerundet, der fein gerandete Seitenrand schräg, gerade nach hinten erweitert zur stumpfwinkligen, abgerundeten Hinterecke; der Seitenrand liegt fast in einer Flucht mit dem Seitenrand der Flügeldecken. Ebenso doppelt punktiert wie die Stirn, nur etwas schütterer. Ohne Mikrostruktur.

Flügeldecken ziemlich breitoval, nur um ein Zehntel länger als zusammen breit. Schultern nicht vorgezogen, abgerundet. Seitenrand schmal abgesetzt. Mit 8 Reihen, in vertieften Streifen stehenden, mässig starken Punkten, die gegenseitig um 1—2 Durchmesser entfernt stehen. Zwischenräume flach, doppelt punktiert: einmal mit unregelmässig zerstreuten, stärkeren Punkten, einmal fein und zerstreut, feiner als das Halsschild punktiert.

Männchen: Vordertarsen leicht erweitert. Aedoeagus lang, röhrenförmig, an der Basis abgebogen und von der Seite gesehen keilförmig nach vorne verengt. Von Oben gesehen verengen sich die Seiten nach vorne nur wenig, die Ausstülpöffnung ist gross, elliptisch, zur Spitze abgeflacht, mit Längsriefen. Das Ende ist breit abgerundet.

Länge: 2,1—2,2 mm. Breite: 1,0—1,1 mm.

Verbreitung: Salisbury, Mashonaland, Rhodesien, leg. G.A.K. Marshall X. 1898 Nr. 1922—431. 1 ♂ Holotypus in coll. British Museum (Nat. History) London.; detto, leg. V 1895 1 ♂ Paratypus in coll. Hlisnikovsky.

***Popeus nigericus* sp. n. (Abb. 12)**

Kastanienbraun, Fühler gelbrot, Beine rotgelb. Stark gewölbt, breit eiförmig, wenig glänzend.

Kopf an den Augen 1 $\frac{3}{4}$ mal so breit wie lang. Clypeus mit deutlicher, fast rechteckiger Stirnlinie, länger als die Oberlippe; mikroskopisch fein querverieft, sehr fein, zerstreut punktiert und dazwischen mit einigen grösseren Punkten. Stirn mit ähnlicher Struktur, nur stehen die grösseren Punkte dichter und sie sind zahlreicher. Fühler kürzer, mit deutlicher, abgeflachter, 5gliedriger Keule: 1. röhrenförmig, doppelt so lang wie breit; 2. kürzer und schmaler als das 1., nur um ein Drittel kürzer als die zwei nächsten zusammen; 3. viel schmaler als das 2., kurz keulenförmig, etwas mehr als um die Hälfte länger als breit, kürzer als das 4.; 5. etwas länger als das 4. nach innen leicht erweitert; 6. etwas kürzer

als das 5., aber dicker; 7. asymmetrisch becherförmig, länger als breit; 8. deutlich schmaler als beide anliegenden Glieder, leicht nach innen erweitert; 9. länger als breit, mit deutlich abgeschnürter Basis, asymmetrisch; 10. ähnlich wie das 9., aber länger; Endglied lang, nur um ein Viertel kürzer als die zwei vorhergehenden zusammen, leicht keulig.

Halsschild gewölbt, viel schmaler als die Flügeldecken, nur $2\frac{1}{2}$ mal so breit wie lang. Die grösste Breite befindet sich im hinteren Fünftel. Vorderrand unterhalb der Augen eingebuchtet. Von der Seite gesehen sind die Vorderecken vorgezogen, spitzwinklig, der deutlich gerandete Seitenrand geht in die gerundete Hinterecke gerade über. Der Hinterrand flach abgerundet, nicht gerandet. Ohne Mikroskulptur. Doppelt punktiert: einmal fein und sehr dicht, einmal stark, unregelmässig zerstreut. In den Punkten stehen sehr feine, dunkle Härchen. Entlang des Hinterrandes ist eine Punktreihe grösserer Punkte.

Flügeldecken gewölbt, sehr breitoval, kaum länger als zusammen breit. Mit 8 tiefen Punktstreifen, die alle bis zur Basis reichen. Zwischenräume flach, mikroskopisch fein, zerstreut punktiert; ausserdem mit gröberen, unregelmässig zerstreuten Punkten.

Männchen: 1. Vordertarsenglied ist leicht erweitert. Aedoeagus ziemlich lang, röhrenförmig, in der Mitte abgebogen, am Ende zugespitzt.

Länge: 2,5—2,6 mm. Breite: 1,8—1,85 mm.

Verbreitung: Omuahia, Nigeria, 4. X. 1960, 1 ♂ Holotypus, 8 Paratypen in coll. British Museum (Natural History) London; 2 Paratypen in coll. Hlisenkovsky.

***Popeus ghanicus* sp. n.**

Kastanienbraun, Oberlippe, Fühler und Beine rotgelb. Stark gewölbt, breit elliptisch.

Kopf etwas mehr als 1 mal so breit wie lang. Clypeus vorne gerade abgestutzt, mit deutlicher, fast rechteckiger Stirnlinie; dicht fein punktiert und mit mikroskopisch feiner Querriefung. Stirn mit der gleichen Struktur. Fühler kurz, kaum bis zur Halsschildbasis reichend: 1. Glied röhrenförmig, kaum $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie das 2., welches aber so breit ist wie das 1.; 3. nur wenig kürzer als das 4., welches nur sehr wenig nach innen erweitert ist; 5. und 6. von gleicher Länge, leicht nach innen erweitert; 7. asymmetrisch becherförmig, länger als breit; 8. viel schmaler als die umgebenden Glieder; 9. kürzer, aber ebenso breit wie das 10.; Endglied lanzenförmig, etwas länger als das 10.

Halsschild gewölbt, schmaler als die Flügeldecken, etwa doppelt so breit wie lang. Dicht, ziemlich fein punktiert (die Punkte stehen $\frac{1}{2}$ —1 Durchmesser gegenseitig entfernt); in den Punkten stehen sehr kurze, dunkle Härchen. Ohne Mikrostruktur.

Flügeldecken gewölbt, breitoval, nur wenig länger als zusammen breit. Mit 8,

in tiefen Streifen stehenden Punktreihen; die Punkte sind hier länglich, mässig gross, dicht aneinandergestellt; nach hinten werden die Streifen zu tiefen Rillen. Zwischenräume flach gewölbt, am Grunde ohne Mikroskulptur, fein zerstreut punktiert; die abwechselnden Zwischenräume mit 3—5 grösseren Punkten. Von der Seite gesehen ist der Seitenrand stark abgebogen.

Verbreitung: Bobiri Forest Reservation near Kumasi, Ghana, 1957. 1 ♀ Holotypus, 2 ♀ Paratypen in coll. British Museum (Nat. Hist.) London; 1 ♀ Paratypus in coll. Hlisnikovsky.

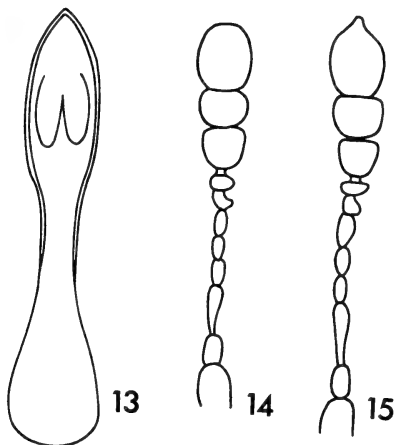


ABB. 13 bis 15.

Agathidium (s.str.). — 13 und 14. *A. rhodesianum* sp.n., Aedocagus und Fühler des ♂.
15. *A. burgeoni* Port., Fühler des ♀.

***Agathidium* (s. str.) *rhodesianum* sp. n. (Abb. 13, 14)**

Pechschwarz glänzend, Halsschildränder rotbraun durchscheinend. Mund rotbraun; Fühlergeissel, Taster gelbbrot, die Beine rotbraun; Fühlerkeule einschliesslich der Keule schwarz. Kopf breit, flach gewölbt; seine grösste Breite zur Länge verhält sich wie 2 : 1. Clypeus vorne etwas eingebuchtet, von der Stirn durch keine Bogenlinie getrennt. Die Augen stehen in der vorderen Kopfecke, sind ziemlich gross, gegen die Stirn fein gerandet; diese Randung zieht sich weiter nach hinten, sodass scheinbar kleine Schläfen entstehen. Vollkommen unpunktiert und ohne Mikrostruktur. Fühler kurz, dünn: das 2. Glied ziemlich dick, aber etwa um die Hälfte schmäler als das erste; 3. etwa um die Hälfte länger als das 2.,

so lang wie die zwei nächsten zusammen. Keulendglied breit, breiter als das 10., kürzer als die zwei vorhergehenden zusammen.

Halsschild schmäler als die Flügeldecken. Die grösste Breite liegt etwa in der Mitte. In der Mittellinie gemessen beträgt die grösste Breite zur Länge, beziehungsweise Höhe 74:50:47 Einheiten. Von der Seite gesehen ist die Vorderecke kaum vorgezogen, der gerandete Seitenrand sehr kurz, die Hinterecke deutlich stumpfwinklig abgerundet. Der Hinterrand von der Hinterecke an breit gerundet. Von oben gesehen ist der gerade Vorderrand so breit wie der Kopf, dann nach vorne gegen die Vorderecken gerundet. Äusserst fein, hauchartig, zerstreut punktiert (die Punkte stehen um 6—7 Durchmesser gegenseitig entfernt).

Flügeldecken gewölbt, etwas länger als zusammen breit (90:85). Nahstreifen sehr fein, bis fast ins vordere Viertel reichend. Schultern flach abgerundet, nicht vortretend. Äusserst fein, hauchartig, zerstreut punktiert (die Punkte stehen um 4—6 Durchmesser gegenseitig entfernt). Nicht genetzt. Flügel sind normal.

Männchen: Vorder- und Mitteltarsen leicht erweitert. Aedoeagus kurz, röhrenförmig, in der Mitte verengt, dann ruderförmig verbreitert und mit parallelen Seiten. Das Ende dreieckig zugespitzt.

Länge: 2,1—2,3 mm. Breite 1,1 mm.

Verbreitung: Melsetter, Umtali, Rhodesien, alt. 1700 m leg. R. Mussard, II. 1969. 1 ♂ Holotypus 1 ♀ Allotypus in coll. Mus. Genève; 1 ♂ Paratypus in coll. Hlisnikovsky.

Unterscheidet sich von *burgeoni* Port. durch die Farbe (*rhodesianum* ist pechschwarz, *burgeoni* ist rotbraun); durch das 3. Fühlerglied (bei *rhodesianum* so lang wie 4—5, bei *burgeoni* länger wie 4—5); durch das letzte Fühlerglied (beim ersteren um 1/3 kürzer als 9—10, beim zweiten um 1/7 kürzer als 9—10); Halsschildbreite: Länge: Höhe = beim erstern 74:50:47; beim zweiten 85:75:92; die Flügeldeckenform (bei *rhodesianum* stärker gewölbt, deutlich länger wie breit 92:80; bei *burgeoni* weniger gewölbt, weniger lang als breit 90:85). Das Halsschild von der Seite gesehen beim ersteren mit deutlichen Hinterecken; beim zweiten verschwindet die Hinterecke ganz in der Abrundung. Mir liegt *burgeoni* Port. aus Kindamba, Meya aus Congo-Brazzaville vor.

Adresse de l'auteur :

Na Valech 34
Praha 6
Tchécoslovaquie

Troisième note¹ sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus

par

Melchior O. de LISLE

avec 11 figures dans le texte

La présente Note a pour objet de décrire 11 espèces de Coléoptères Lucanides qui ne figurent pas aux derniers catalogues publiés (DIDIER et SÉGUY, 1953; BENESH, 1960) et qui sont apparemment inédites.

Elle complète en outre notre connaissance de 3 espèces déjà nommées mais restées plus ou moins rares dans les collections.

La longueur des exemplaires est prise de la pointe des mandibules à l'apex des élytres. La largeur est la largeur maximum.

Sphenognathus oberon Kriesche ♀

Pour nommer cette espèce, voisine de *lindeni* Murray, Kriesche n'avait disposé que du ♂ et la ♀ ne paraît pas avoir été décrite. Nous devons à l'obligeance de notre collègue Mr. Russell L. Dunn la communication d'une série en provenance d'El Tambo (Ecuador), qui permet de combler cette lacune.

♀ Stature robuste et ramassée, plus large que chez *lindeni*. De la même couleur que le ♂, c'est-à-dire d'un vert assez franc sur le dessus, les élytres glabres, le pronotum couvert d'une longue pilosité jaune, le dessous plus foncé avec des reflets violacés, entièrement pubescent.

Tête et mandibules plus densément et plus profondément ponctuées que chez *lindeni*. Canthus élargis antérieurement, à contour irrégulier non épineux, très rétrécis postérieurement. Pronotum à angles antérieurs effacés, à angles médians

¹ Les deux premières Notes ont paru dans la présente Revue, tome 74, (1967) fasc. 2, n° 10: 521-544 et tome 77 (1970), fasc. 1, n° 6: 91-117.

et postérieurs peu marqués, encore moins accusés que chez *lindeni*. Epaules très arrondies. Elytres à peine vermiculés, plus lisses et plus brillants que chez *lindeni*. Mésotibias et métatibias légèrement plus courts que chez *lindeni*, les six tibias épineux.

1 ♀: longueur 35 mm, largeur 18,5 mm, El Tambo, Ecuador 5.iii.1965, coll. Russell L. Dunn.

Kriesche a insisté avec raison sur la couleur de *S. oberon*: c'est certainement l'espèce la plus franchement verte du genre, encore que certains exemplaires de *kolbei* Kriesche (également de l'Ecuador) montrent des irisations vert vif sur fond violacé.

Cyclommatus magnificus Nagel

C. montanellus Möllenkamp et *C. magnificus* Nagel ont tous deux été décrits de Bornéo, le premier du Mt. Kinabalu (Nord Bornéo), le second du Mt. Murud (Sarawak). Dans son Catalogue de 1960, BENESH les a mis en synonymie, prenant acte d'une remarque que nous avons formulée in litt. sur la grande similitude des ♂♂ mineurs. L'examen récent de ♂♂ de fort développement nous conduit à rejeter cette synonymie et à rétablir *montanellus* et *magnificus* comme deux bonnes espèces.

Le ♂ major de *magnificus* montre constamment des élytres beaucoup plus étroits à stature égale, un angle médian du pronotum nettement plus épineux et des carènes céphaliques plus saillantes. Ces critères s'ajoutent au dessin particulier de la mandibule du ♂ major sur lequel NAGEL avait justifié sa description, avec figure à l'appui.

Gnaphaloryx stigmatifer n. sp.

♂ Stature ramassée. D'un brun foncé concolore, faiblement luisant par-dessus, plus brillant par-dessous.

Tête transverse, deux fois plus large que haute, légèrement excavée à l'avant. Epistome en arc légèrement concave, peu avancé, occupant tout l'espace intra-mandibulaire. Angles antérieurs arrondis, directement raccordés à des canthus qui entament l'œil à moitié. Joues nulles. Surface couverte d'une ponctuation cicatricielle éparses et régulière, à points isodiamétraux emplis de pilosité rousse. Mandibules brillantes, longues, régulièrement cintrées, relevées à l'apex; chacune d'elles porte une carène longitudinale externo-supérieure peu élevée et 2 dents pointues à la tranche interne; l'apex est arrondi. Antennes avec l'article VII court et subépineux; tous les articles, scape compris, pourvus de soies dressées.

Pronotum beaucoup plus large que la tête et que la base des élytres, à angles antérieurs avancés, à angles postérieurs raccordés à une base étroite par une large concavité. Côtés parallèles, pourvus de courtes soies rousses dressées. Surface

couverte de la même ponctuation cicatricielle que la tête, mais beaucoup plus profonde, laissant sur le disque un dessin lisse mal défini.

Elytres courts, convexes, arrondis à l'apex; une petite dent mousse à l'épaule. Surface couverte de la même ponctuation que la tête et le pronotum, mais les points sont ici alignés en files verticales, amorçant des stries plus nettes vers les marges latérales. La région apicale est imponctuée.

Mentum couvert de gros points enfoncés. Submentum et proépisternes avec de gros points plus espacés. Métasternum et épipleures densément ponctués. Arceaux ventraux ponctués sur leur marge postérieure. Protibias armés de 3 dents assez fortes alternant avec des denticules. Mésotibias et métatibias portant de longues soies brunes éparses et armés d'une forte épine médiane.

♀ inconnue.

Holotype: 1 ♂ (fig. 1), longueur 14,5 mm, largeur 6 mm, Bougainville (Solomons), Mt. Balbi, 2000-4000 m, Tawi coll. 1-7.iii.1969. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Ce curieux Lucanide est indéniablement un *Gnaphaloryx*, en raison de ses yeux incomplètement divisés et de l'étroitesse de sa base pronotale. Il se distingue des espèces déjà décrites par son système de ponctuation. A noter l'absence totale de saillie jugale postoculaire.

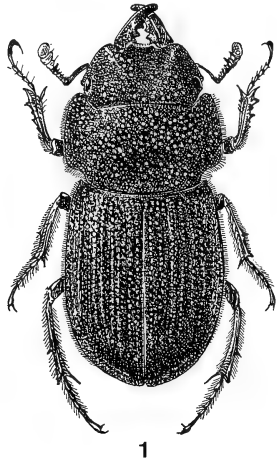


FIG. 1.

Gnaphaloryx stigmatifer, n.sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.

Aegus cyclocerus n. sp.

♂ Stature courte, parallèle. D'un brun foncé concolore luisant, dessus et dessous.

Tête fortement transverse. Front décliné. Epistome large et peu avancé, en V très ouvert. Angles antérieurs arrondis, légèrement bossués. Canthus arrondis, assez larges, brusquement coupés à l'arrière. Joux courtes, non renflées. Surface couverte de gros points pilifères, effacés devant l'épistome, confluent derrière les yeux. Mandibules courtes, épaisses, subcylindriques, fortement cintrées, légèrement renflées à l'apex qui est mousse, armées à leur base d'une large dent triangulaire à pointe recourbée vers l'arrière; elles dessinent un demi-cercle en position fermée.

Pronotum quadrangulaire, parallèle. Marges rebordées. Angles antérieurs non avancés, coupés d'équerre, angles médians peu marqués, angles postérieurs précédés d'une courte concavité. Surface couverte de gros points emplis de pilosité rousse et portant de courtes soies dressées. Cette ponctuation est plus rare sur le disque, où une petite plage reste lisse.

Elytres courts, à peine renflés au 1/3 distal, l'apex arrondi. Epaules armées d'une dent infime. Chaque élytre porte à partir de la suture 4 stries larges et plates

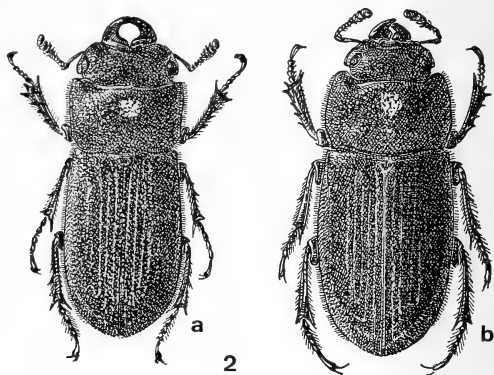


FIG. 2.

Aegus cyclocerus n.sp.

2a: vue dorsale du ♂ holotype. 2b: vue dorsale de la ♀ allotype.

garnies de pilosité, puis une plage de points serrés pilifères où l'on distingue une 5^e et une 6^e stries obsolètes. Interstries larges, plates, fortement ponctuées vers la base, lisses vers l'apex.

Mentum haut et large, couvert de points grossiers; submentum avec quelques points. Tout le dessous fortement et uniformément ponctué. Pattes couvertes de soies rousses. Protibias quadridentés; mésotibias et métatibias avec une épine médiane précédée d'un denticule.

♀ Stature courte, parallèle. D'un brun concolore luisant, dessus et dessous.

Tête fortement transverse. Epistome large et peu avancé, en V très ouvert. Canthus arrondis, brusquement coupés à l'arrière. Joues nulles. Surface couverte de gros points emplis de pilosité rousse et portant de courtes soies dressés, canthus compris. Mandibules courtes, brillantes, imponctuées, excavées sur le dessus, armées à leur tranche interne d'une large dent triangulaire à pointe coupée.

Pronotum quadrangulaire, parallèle. Marges rebordées. Angles antérieurs peu avancés, angles médians effacés, angles postérieurs précédés d'une courte

concavité. Surface couverte de ponctuation pilifère grossière, à l'exception d'une petite plage médiane discale restée lisse.

Elytres courts, à peine renflés au 1/3 distal, l'apex arrondi. Epaules marquées d'une dent infime. Surface entièrement couverte de grosse ponctuation pilifère uniforme, à travers laquelle se dessinent, à partir de la suture, 3 stries nettes et 3 stries obsolètes; ces stries emplies de pilosité.

Mentum et submentum hauts et larges, couverts de gros points. Tout le dessous fortement et uniformément ponctué. Pattes couvertes de soies rousses. Protibias quadridentés; mésotibias et métatibias avec une épine médiane.

Holotype: 1 ♂ (fig. 2a), longueur 13 mm, largeur 5 mm, New Guinea, Arfakgebirge, Siwi 800 m, 4.v.1928. E. Mayr S. G. In Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Allotype: 1 ♀ (fig. 2b), longueur 13,5 mm, largeur 6 mm. Collectée avec le ♂. In Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Cette espèce est originale par l'armature mandibulaire du ♂ et par son système de ponctuation. Elle ne se rattache étroitement à aucun groupe défini dans le grand genre *Aegus*, où la situent incontestablement ses yeux entièrement divisés.

Aegus gressitti n. sp.

♂ Stature allongée. D'un brun presque noir dessus et dessous, les pattes légèrement plus claires. Téguments très brillants, paraissant comme laqués.

Tête transverse, 2 fois $\frac{1}{2}$ plus large que haute, déprimée, à peine excavée en avant. Epistome large et court, en V très ouvert, limité par deux angles vifs; sa marge garnie de soies rousses. Angles antérieurs effacés. Canthus parallèles, plus larges dans leur partie distale. Une légère bosse devant chaque œil. Joues nulles. Surface lisse, avec une ponctuation éparse de points peu enfoncés. Mandibules à peine plus longues que la tête, grêles, régulièrement cintrées, très finement chagrinées, non carénées. Chacune d'elles montre à partir de la base, après une large échancrure qui reçoit l'angle externe de l'épistome, une dent triangulaire dirigée vers l'arrière au 1/3 proximal, puis un renflement supérieur au 1/3 distal; l'apex est simple, non aigu. Antennes avec l'article VII appendiculé et de longues soies rousses sur les articles IV-X; les articles VIII-X très renflés et grossièrement spongieux.

Pronotum transverse, déprimé. Angles antérieurs aigus; côtés arrondis, l'angle médian effacé. Marge postérieure sinuée. Toutes les marges rebordées. Surface lisse avec une ponctuation éparse de points peu enfoncés, infime sur le disque, plus marquée vers les marges latérales.

Elytres convexes, renflés à leur 1/3 distal, non anguleux à l'apex, plus étroits à la base que le pronotum. Epaule avec un tubercule aigu. Chaque élytre porte 8 stries nettes, garnies de points sétigères; des files de points sétigères à poils roux

dressés longent les épipleures. Interstries larges et plates, imponctuées sauf à leur base.

Mentum portant une ponctuation éparse et grossière; submentum imponctué. Dessous lisse à téguments imponctués ou à peine ponctués, sauf la marge postérieure du segment anal. Des files de soies dorées sur les tranches fémorales et tibiales; des brosses de soies rousses sous les tarses. Mésotibias avec une petite épine précédée d'un denticule, métatibias inermes.

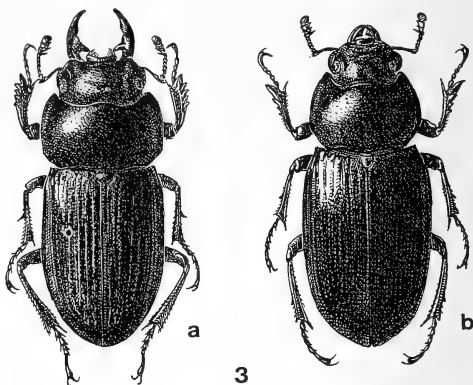


FIG. 3.

Aegus gressitti n.sp.

3a: vue dorsale du ♂ holotype. 3b: vue dorsale de la ♀ allotype.

♀ Stature allongée et très convexe. D'un brun noir dessus et dessous, les téguments très brillants, paraissant comme laqués.

Tête fortement transverse. Epistome large et court, à marge antérieure légèrement concave et garnie de soies rousses. Angles antérieurs arrondis. Canthus étroits et arrondis, plus larges à leur partie distale. Une bosse bien marquée devant chaque œil. Joues nulles. Surface légèrement bossuée, portant une ponctuation grossière de points non contigus. Mandibules courtes, armées à leur tranche interne d'une large dent triangulaire; l'apex est aigu; le dessus est légèrement excavé et bordé par deux petites carènes. Antennes courtes, portant des soies rousses, le peigne des articles VIII-X bien marqué.

Pronotum transverse, très convexe. Angles antérieurs avancés et aigus, côtés arrondis; l'angle médian effacé. Marge postérieure sinuée. Toutes les marges rebordées. Surface brillante, marquée d'une ponctuation éparse, rare sur le disque, plus dense et plus enfoncée vers les marges latérales.

Elytres très convexes, renflés à leur 1/3 distal, non anguleux à l'apex. Epaule portant un tubercule aigu. Chaque élytre montre, à partir de la suture, 6 stries nettes, suivies de lignes de points mal définies vers les épipleures; les points remplis de courtes soies rousses, plus fournies vers l'apex.

Mentum très développé, portant une ponctuation grossière et espacée. Submentum impondé. Pièces sternales et ventrales très brillantes, impondé ou à peine ponctué. Quelques soies dorées sur les tranches fémorales et tibiales; des brosses de soies sous les tarses. Mésotibias avec une petite épine précédée d'un denticule; métatibias avec une dent infime.

Holotype: 1 ♂ (fig. 3a), longueur 13,5 mm, largeur 5,5 mm, Guadalcanal (Solomons), Suta (Suta Gold Ridge), Jonapau Mt., light trap, J. L. Gressitt, 29.vi.1956. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Allotype: 1 ♀ (fig. 3b), longueur 13 mm, largeur 6 mm, Collectée avec le ♂. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Espèce nommée en hommage au Dr J. Linsley Gressitt, directeur du Département de Zoologie du Bishop Museum et spécialiste bien connu de la faune entomologique du Pacifique, à qui nous exprimons notre reconnaissance pour nous avoir confié depuis plusieurs années l'étude d'un matériel de Lucanides papous d'un très grand intérêt systématique.

Il se peut que le ♂ holotype ne soit pas de développement maximum. La forme des mandibules du ♂ major (en particulier l'existence d'une dent supra-mandibulaire) ne peut être présumée, mais les caractères de structure situent *gressitti* dans le groupe de *glaber* Parry. Le tableau suivant permet de séparer les espèces de ce groupe originaires de la Nouvelle-Guinée; il ne concerne que les ♂♂: le petit nombre de ♀♀ associées aux ♂♂ avec certitude ne permet pas d'établir actuellement une clé pour les ♀♀, que de toute façon la très grande homogénéité des ♀♀ dans le genre *Aegus* rendrait d'usage difficile.

1. Stries élytrales équidistantes	2
— Stries élytrales non équidistantes	5
2. Dent mandibulaire basale largement tronquée	<i>glaber</i> Parry
— Dent mandibulaire non tronquée, à pointe conique	3
3. Canthus rectiligne, anguleux à l'avant	<i>comes</i> de Lisle
— Canthus arrondi, non anguleux à l'avant	4
4. Canthus rétréci vers l'arrière, avant d'atteindre la joue . . .	<i>gressitti</i> de Lisle
— Canthus non rétréci vers l'arrière, en alignement avec la joue	<i>planeti</i> Jakowlew
5. Stries élytrales groupées par 2	6
— Stries élytrales groupées par 3	<i>minutus</i> Gestro
6. Saillie jugale large, débordant le canthus	<i>elegantulus</i> v. Roon
— Saillie jugale étroite, en retrait sur le canthus	<i>pusillus</i> Gestro

Aegus sedlacekorum n. sp.

♂ Stature trapue. D'un brun foncé uniforme luisant par-dessus, d'un brun foncé très brillant par-dessous, avec les mandibules, les plaques sternales et ventrales plus foncées.

Tête fortement transverse, 2 fois $\frac{1}{2}$ plus large que haute. Front fortement déclive, mais non bordé par une carène. Epistome large, creusé en arc, limité par

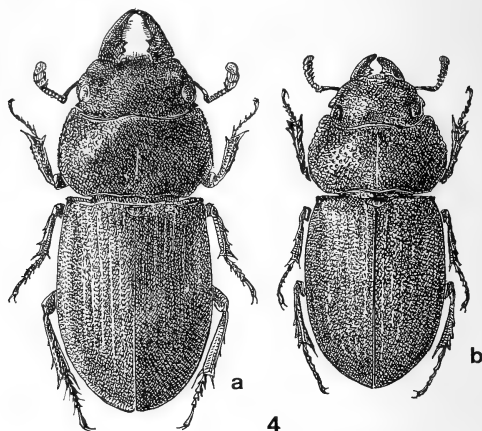


FIG. 4.

Aegus sedlacekorum n.sp.

4a: vue dorsale du ♂ holotype. 4b: vue dorsale de la ♀ allotype.

deux dents mousses, garni d'une frange de soies rousses. Angles antérieurs arrondis, raccordés par des pans à 45° à des canthus étroits, rectilignes, à peine convergents. Joues très courtes, armées d'une dent subépineuse. Surface couverte de ponctuation éparsse, presque uniforme, plus fine devant les yeux, plus grossière et confluyente derrière les yeux. Mandibules courtes, arquées, à section elliptique, à apex simple et mousse. Chacune d'elles est armée de deux dents accolées dont la distale est la plus aiguë. Surface mandibulaire couverte de ponctuation fine et éparsse, s'effaçant vers la tranche interne.

Pronotum quadratique, 2 fois plus large que haut. Angles antérieurs peu avancés, angles médians et postérieurs effacés. Surface couverte de ponctuation éparsse, obsolète sur le disque, plus serrée sur les flancs où les points sont remplis de pilosité rousse.

Scutellum petit, transverse, imponctué.

Elytres courts, convexes. Epaules avancées et anguleuses. Apex arrondi. Chaque élytre porte à partir de la suture 6 stries peu profondes, puis une ligne de points mal définie, puis une plage fortement ponctuée. Interstries larges, légèrement convexes, avec une ponctuation fine et espacée, plus dense à la base et à l'apex.

Dessous des mandibules garni d'une forte brosse de soies rousses. Mentum portant quelques gros points; submentum avec des points plus espacés.

Métasternum lisse sur le disque, fortement ponctué sur les côtés. Arceaux ventraux légèrement ponctués, le segment anal garni de soies rousses. Des pinceaux de poils roux sous les tarses. Mésotibias et métatibias avec deux épines, celle du tiers proximal infime, celle du tiers distal aiguë.

♀ Stature trapue. D'un noir uniforme luisant par-dessus, d'un noir uniforme très brillant par-dessous.

Tête transverse, 2 fois plus large que haute. Epistome large, à peine saillant, bordé de soies rousses. Angles antérieurs arrondis. Canthus arrondis, brusquement échancrés à angle droit aux $3/4$ de l'œil. Joues nulles. Surface couverte de ponctuation serrée et grossière. Mandibules assez longues, renflées, excavées sur le dessus, portant à leur tranche interne deux dents accolées assez longues; l'apex, simple.

Pronotum transverse, convexe, à côtés très arrondis et légèrement crénelés à l'avant. Surface couverte de ponctuation assez grossière, laissant sur le disque une ligne longitudinale lisse mal définie.

Elytres courts, convexes, renflés au tiers distal, arrondis à l'apex. Epaules saillantes et anguleuses. Toute la surface couverte d'une ponctuation très serrée, fine, profonde, uniforme, au travers de laquelle se dessinent 6 stries longitudinales peu profondes.

Mentum couvert de gros points; submentum avec quelques points. Métasternum lisse sur le disque, fortement ponctué sur les marges. Arceaux ventraux avec quelques points très fins, le segment anal densément ponctué. Des soies dorées sous les tarses. Mésotibias et métatibias avec 2 épines infimes.

Holotype: 1 ♂ (fig. 4a), longueur 16 mm largeur 7 mm, Solomon Is., New Georgia group, Gizo I., 90 m; 27.vi.1964, J. & M. Sedlacek. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Allotype: 1 ♂ (fig. 4b), longueur 13 mm, largeur 6 mm. Collectée avec l'holotype. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Cette espèce est très proche de *woodfordi* Waterhouse (synonyme: *barbatus* Nagel) décrit de l'I. Bougainville. A développement égal, *sedlacekorum* est de plus petite taille et s'en distingue aisément: chez le ♂ par les joues plus courtes et nettement épineuses (elles sont simplement bossuées chez *woodfordi*), par l'armature mandibulaire différente, par la ponctuation pronotale beaucoup plus pro-

fonde; chez la ♀, par les canthus échancrés d'équerre et la ponctuation pronotale plus grossière.

Nous avons plaisir à dédier cette espèce à M. et M^{me} Josef Sedlacek, dont les chasses entomologiques poursuivies pendant de nombreuses années ont enrichi les collections du Bishop Museum d'un matériel très abondant et d'un constant intérêt.

***Aegus javanicus* Oberthür & Houlbert**

Sur la foi d'Arrow, les catalogues de DIDIER & SÉGUY et de BENESH ont mis cet espèce en synonymie avec *pengalenganus* v. d. Poll, hypothèse que les auteurs de *javanicus* avaient eux-mêmes avancée en l'absence d'un matériel de comparaison suffisant.

Les deux petites espèces *pengalenganus* v. d. Poll et *preangerensis* v. d. Poll, originaires de la partie ouest de l'île de Java (anciennes régences de Preanger), sont peu communes dans les collections, à la différence du très banal *acuminatus* F. L'examen d'un important matériel collecté à Java nous a permis de conclure qu'on doit séparer dans les petits ♂♂ d'*Aegus* quatre espèces distinctes: *pengalenganus*, *javanicus*, *preangerensis*, *acuminatus* (♂♂ mineurs). Le caractère indiqué par OBERTHÜR & HOULBERT pour séparer *javanicus*, à savoir mandibules sub-aplanies en dessus et fortement ponctuées, suffit déjà à distinguer nettement cette espèce des trois autres. Mais la structure de l'épistome constitue aussi un excellent critère, l'épistome étant constitué:

— chez *pengalenganus* par deux gros tubercules mousses très espacés (ils se trouvent à la naissance des dents mandibulaires internes lorsque les mandibules sont fermées), séparés par une marge faiblement concave;

— chez *preangerensis* par deux petits tubercules jointifs très émoussés;

— chez *javanicus* par deux fortes dents divergentes formant un V aigu, à pointes brillantes;

— chez *acuminatus* (♂ minor) par deux courts denticules rapprochés mais non contigus.

On sait que chez les grands ♂♂ d'*acuminatus* (*mandibularis* Möllenk., *falcatus* Didier) les deux denticules s'unissent en une large languette horizontale.

De façon générale, *javanicus* est un peu plus grand que *pengalenganus*; les bosses jugales ne sont pas aussi développées, les joues elles-mêmes étant plus courtes; la striation élytrale est indistincte après la 5^e strie alors que chez *pengalenganus* la 6^e strie est toujours bien visible; la mandibule est moins cintrée, sa dent interne est plus longue, plus grêle et plus nettement dirigée vers l'arrière.

Le très petit nombre des ♀♀ collectées en même temps que les ♂♂ soumis à notre examen ne nous a pas permis de discerner dans ce sexe des caractères spécifiques parfaitement nets pouvant séparer les quatre espèces en question.

Dinonigidius n. gen.¹

Stature parallèle et très convexe. Tête fortement transverse. Œil petit et peu saillant, entièrement divisé par le canthus, qui est étiré vers l'arrière au point de dépasser la joue et de surplomber les flancs du pronotum. Mandibules très développées, armées d'une très importante apophyse supérieure. Antennes de 10 articles, le scape étant égal à la somme du funicule et de la massue. Palpes labiaux pourvus d'un fort crochet corné à leur lobe interne chez le ♂.

Pronotum transverse, portant sur son disque une haute protubérance comprimée dont la partie antérieure surplombe l'occiput. Scutellum bien développé, en demi-cercle.

Elytres portant une striation peu profonde sur le disque et obsolète sur les marges. Interstries couvertes de ponctuation dense et sétigère.

Mentum fortement transverse. Submentum beaucoup plus développé que le mentum, en sorte que l'ensemble du submentum et de la gula est beaucoup plus long que le prosternum. Pièces sternales, pièces ventrales et pattes couvertes de ponctuation profonde. Pattes plutôt courtes, les tarses plus courts que les tibias.

Espèce-type du Genre: *Dinonigidius ahenobarbus*, n. sp.

Trois caractères marquants séparent ce genre aussi bien de *Nigidius* McLeay que des genres affines *Nigidionus* Kriesche, *Novonigidius* Dudich, *Caprinigidius* Didier et *Dendezia* Basilewsky:

- l'allongement des pièces céphaliques par rapport aux pièces sternales;
- le développement hypertélique des canthus et des apophyses mandibulaires;
- la structure du pronotum, armé d'une haute bosse discale qui fait défaut chez tous les Figulinae jusqu'ici connus.

On aura noté que la tête est inerme, à la différence de ce qu'on observe chez *Novonigidius*, *Caprinigidius* et *Dendezia*. L'ensemble de ces caractères donne à l'espèce-type un aspect fortement original.

Dinonigidius ahenobarbus n. sp.

♂ Très fortement convexe. D'un brun-noir très foncé uniforme sur le dessus, un peu plus clair sur le dessous.

Tête très brillante, portant une ponctuation fine et éparse, fortement déprimée devant l'épistome mais sans carène frontale. Angles antérieurs bossués. Canthus très étirés vers l'arrière, pourvus après l'œil d'une forte carène médiane sur leur disque. Mandibules robustes, triangulaires, fortement carénées, pointues à l'apex, pourvues à leur base d'une haute apophyse épaissie à son 1/4 proximal et terminée

¹ Du grec *deinos* : terrible, effrayant.

en crochet mousse. Le dessus des mandibules, dans la plage qui précède la tranche interne, est garnie d'une dense pilosité roux clair.

Pronotum pourvu d'une haute bosse discale. Cette bosse est antérieurement coupée d'équerre avec la marge antérieure du pronotum et son sommet est légèrement bifide; son disque est brillant, avec une plaque imponctuée pourvue d'un

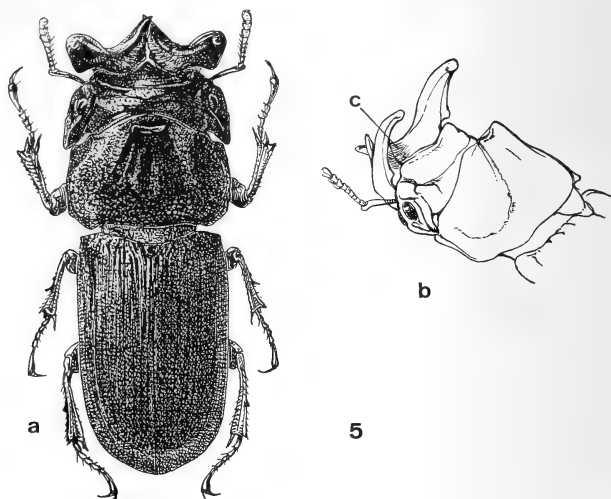


FIG. 5.

Dinonigidius ahenobarbus n.sp. 5a: vue dorsale du ♂ holotype. 5b: vue de 3/4 de l'avant-corps montrant la structure mandibulaire et la protubérance pronotale; c: pilosité rousse du dessus des mandibules.

petit sillon longitudinal; à partir de cette plaque s'établit une ponctuation de plus en plus dense, qui devient grossière et confluyente sur les flancs comprimés de la protubérance. Scutellum bien développé, demi-circulaire, brillant, avec quelques points épars.

Elytres portant des stries mal définies, obsolètes sur les marges. Interstries brillantes, envahies d'une ponctuation dense et grossière qui devient confluyente sur les marges.

Pièces sternales et ventrales couvertes d'une fine pilosité rousse, laissant visible une ponctuation dense et uniforme. Mésotibias avec une épine médiane, précédée d'un ou deux denticules; métatibias avec un denticule médian.

♀ inconnue.

Holotype: 1 ♂ (fig. 5a), longueur 24,5 mm, largeur 9 mm, Indes orientales, Mts. Kodeicanal, J. Castets, ex-coll. Le Mout. In coll. mea. D'après les indications que nous a obligeamment données M. le professeur Jacques Berlioz, cette étiquette doit être lue comme suit: Kodaikanal, Palni Hills, S. India, R. P. Castets, vers 1898. Les Palni Hills constituent une petite série orographique de 1200-1800 m à la frontière nord-est du Travancore, écologiquement distincte des Nilgiri Hills (Ootacamund) situées plus au nord.

On aura noté la pilosité mandibulaire rousse (fig. 5c) qui vaut son nom à cette espèce. Les exemples en sont peu nombreux chez les Lucanides et en pareil cas elle est presque toujours intramandibulaire ou inframandibulaire.

***Nigidius larssoni* n. sp.**

Stature courte et trapue. D'un brun noir uniforme très foncé, dessus et dessous.

Tête transverse, marquée sur le disque de deux dépression profondes en V ouvert. Angles antérieurs effacés. Œil grand. Canthus nettement détachés de la tempe, le bord antérieur et le bord postérieur étant horizontaux, parallèles et raccordés par un quart de cercle. Mandibules brillantes, légèrement ponctuées, plus courtes que la tête, armées d'une dent interne mousse. L'apophyse mandibulaire est courte, avec à sa base externe une grande dent triangulaire brillante. Surface céphalique couverte de ponctuation forte et dense.

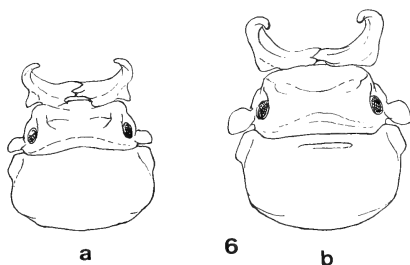


FIG. 6.

Nigidius larssoni n.sp. 6a: contour de la tête et du pronotum chez *N. larssoni*.
6b: id. chez *N. obesus* Parry, à titre de comparaison.

Pronotum transverse, couvert de grosse ponctuation, portant sur son disque un léger renflement antérieur (sans tubercule médian) et un sillon sagittal, formé de quelques gros points groupés dans une plaque imponctuée ou peu ponctuée.

Angles antérieurs faiblement étirés en oreillettes. Angles postérieurs très largement arrondis.

Elytres courts, convexes, à épaules anguleuses. Entre la suture et l'épipleure, chaque élytre porte 8 stries nettes, larges, creusées en U, portant des lignes de ponctuation. Interstries hautes et étroites, formant des carènes brillantes imponduees.

Mentum bien développé, à grosse ponctuation confluyente. Dessous avec une grosse ponctuation serrée. Pattes courtes, les tarses plus courts que les tibias. Mésotibias et métatibias épineux, une épine distale étant précédée de quelques denticules.

Holotype: 1 ♂ (fig. 6a), longueur 15 mm, largeur 6 mm, Doi Sutep, N. Thailand, 1100 m, 17.vi.1958, B. Degerböl leg., in Universitetets Zoologiske Museum de Copenhague.

Espèce nommée en hommage au Dr Sv. G. Larsson, qui a bien voulu nous permettre d'étudier les incertae sedis des collections dont il a la charge.

N. larssoni est très proche d'*obesus* Parry, décrit de Penang (Malacca) et qu'on retrouve à Sumatra et à Bornéo. Il s'en distingue:

- par les canthus plus étroits et plus étirés latéralement;
- par l'épaississement basal de l'apophyse mandibulaire beaucoup plus aigu (Cf. figs. 6a et 6b);
- par la surface brillante et presque lisse des mandibules, qui sont fortement ponctuées chez *obesus*;
- par la netteté du système stries-interstries et par le brillant des interstries, ces dernières étant mal définies et ponctuées chez *obesus*.

***Nigidius phaedimothorax* n. sp.**

Grande taille pour le genre (au moins égale à celle de *grandis* Hope ou de *divergens* Waterhouse). D'un noir de jais très brillant et comme laqué, dessus et dessous.

Tête transverse, profondément excavée depuis le vertex jusqu'à l'épistome, couverte de ponctuation large et enfoncée. Epistome présentant deux longs denticules arrondis divergeant en V. Angles antérieurs aigus, séparés des canthus par de profondes encoches. Canthus larges, épanouis en oreillettes et coupés d'équerre à l'arrière. Mandibules assez longues, carénées, pointues à l'apex, portant deux dents mousses à leur tranche interne, la seconde décalée inférieurement par rapport à la première. Apophyse mandibulaire très cintrée, sans épaississement basal; l'apex arrondi.

Pronotum transverse et convexe, très brillant, sans aucune trace de sillon sagittal, sans aucune trace de ponctuation discale, avec seulement quelques points très fins au droit des marges latérales. A l'avant, un tubercule médian bien marqué;

de part et d'autre de ce tubercule, une étroite bande transversale ponctuée courant le long de la marge antérieure; le tubercule est prolongé vers le disque par une courte crête axiale bordée de deux petites concavités.

Elytres convexes et brillants, portant 9 stries distinctes de chaque côté de la suture; interstries brillantes, imponduées, formant de nettes carènes.

Mentum bien développé, fortement ponctué, avec deux fossettes antérieures symétriques peu profondes, de part et d'autre de l'axe. Pièces sternales et ventrales fortement ponctuéées. Mésotibias et métatibias multiépineux. Tarses longs.

Holotype: 1 ♂ (fig. 7), longueur 23,5 mm, largeur 8,5 mm, Mkuzi, Tanzania, Tecwyn Jones 20.vi.1957, sur *Parinara excelsa*. In coll. mea.

Cette grande espèce frappe à première vue par son brillant laqué et par l'absence de toute sculpture prothoracique discale, ces caractères étant encore bien plus marqués que chez *laevicollis* Westwood des Philippines.

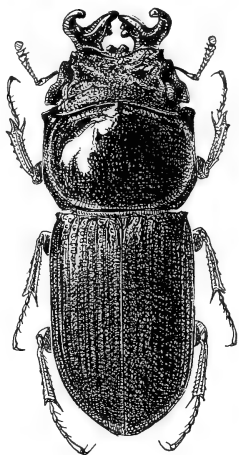
Elle est voisine de *divergens* Waterhouse (synonyme *Hadronigidius bennigseni* Kraatz), largement distribué en Afrique orientale, mais s'en distingue aisément:

- par la forme de l'épistome, qui n'est pas subrectiligne;
- par les angles céphaliques antérieurs, beaucoup plus aigus;
- par le profil des canthus, moins étiré vers l'arrière;
- par la bande ponctuée de la marge antérieure du prothorax, moins infléchie latéralement;
- par la présence d'un tubercule antérieur pronotal médian;
- par l'absence de tout sillon pronotal;
- par les interstries élytrales plus minces et plus brillantes.

***Figulus hoplocnemus* n. sp.**

D'un brun foncé presque noir, brillant dessus et dessous.

Tête transverse, près de 3 fois plus large que haute. Epistome formé de 2 très petites dents, distantes l'une de l'autre mais n'occupant ensemble qu'une faible partie de l'espace intramandibulaire. Angles antérieurs nuls; les canthus partent de la base des mandibules en prolongeant le front et contournent les yeux

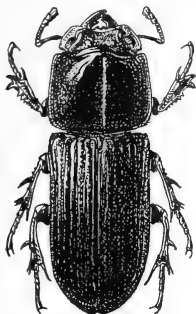


7

FIG. 7.

Nigidius phaedimothorax n.sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.

par un large arrondi, leur partie postérieure entamée par une courte concavité. Carènes oculaires saillantes, sinuées, boursoufflées au droit des yeux et à leur terminaison antérieure. Une bosse occipitale de chaque côté du vertex. Toute la surface couverte de ponctuation serrée et profonde, moins marquée devant l'épistome et sur les canthus. Mandibules courtes, brillantes, portant une carène externo-supérieure, armées d'une dent interne dirigée vers l'avant. Antennes de 10 articles.



8

FIG. 8.

Figulus hoplocnemus n.sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.

cheval sur ses marges. Arceaux ventraux lisses, portant des files de soies; le segment anal ponctué.

Protibias avec une série de denticules de taille décroissante. Mésotibias armés d'une longue épine recourbée à pointe aiguë, précédée de 3 dents de taille décroissante; ces dents sont noires. L'apex mésotibial armé de 2 fortes épines par-dessus et d'une longue dent recourbée par-dessous. Métatibias armés d'une longue dent médiane recourbée; leur apex armé comme l'apex mésotibial, la dent impaire apicale très allongée.

Holotype: 1 ♂ (fig. 8), longueur 10 mm, largeur 3,5 mm, Torricelli Mts. Mokai Vill., 750 m, W. W. Brandt leg., 16-31.xii.1958. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Cette espèce frappe à première vue par l'hypertélie des épines mésotibiales et métatibiales, et aussi par la dent interne mandibulaire, qui n'est pas implantée orthogonalement mais nettement dirigée vers l'avant.

Pronotum quadratique, convexe. Angles antérieurs peu avancés, côtés parallèles, angles postérieurs arrondis et distinctement crénelés. Disque lisse; côtés couverts de ponctuation éparsse mais profonde, pas plus serrée sur les oreillettes. Sillon médian bien creusé en une double file de points, étroit, atteignant presque les marges antérieure et postérieure. Un tubercule médian à la marge antérieure.

Ecusson infime, très étroit.

Élytres courts, convexes. L'épaule légèrement anguleuse. Chaque élytre porte, à partir de la suture, 6 stries peu profondes formées de points allongés à peine enfoncés, puis des files de points alignés le long de l'épipleure. Interstries larges, plates, imponctuées. Calus apicaux peu saillants.

Mentum boursoufflé, brillant, creusé à l'avant de deux cavités mal définies, sans tubercules saillants. Submentum lisse. Proépisternes lisses. Métasternum lisse sur le disque, couvert de ponctuation en fer à

***Figulus morosus* n. sp.**

Stature allongée. D'un noir de jais concolore, dessus et dessous.

Tête transverse, 2 fois $\frac{1}{2}$ plus large que haute. Epistome formé de 2 denticules accolés. Angles antérieurs arrondis. Canthus larges, arrondis en demi-cercles, excavés, avec l'angle postérieur marqué, raccordés aux joues par de nettes concavités. Surface couverte de gros points espacés à la hauteur des yeux, lisse sur les canthus et peu ponctuée devant l'épistome. Une légère bosse à la face interne de chaque œil. Mandibules robustes, larges à leur base, faiblement cintrées, armées à gauche d'une grosse dent inférieure et d'une dent moyenne supérieure, armées à droite d'une dent supérieure. Antennes de 10 articles, à funicule court.

Pronotum transverse, quadrangulaire, un peu plus large que haut, très convexe. Angles antérieurs peu aigus, angles postérieurs largement arrondis. Bord antérieur marqué en son milieu d'une légère saillie, mais non tuberculé. Côtés largement arrondis, avec quelques crénelures à la base. Surface lisse et brillante, avec une très faible ponctuation sur les côtés et quelques points isolés sur le disque, formant trace de sillon médian.

Ecusson infime, mais visible.

Elytres parallèles, très convexes, arrondis à l'apex. Epaules non anguleuses, marquées de très petites crénelures. Chaque élytre porte, à partir de la suture, 6 stries fines, puis 3 files de points alignés le long des épipleures. Stries peu profondes, unissant des points sétigères espacés et peu profonds. Interstries larges, plates, imponduées.

Mentum grumeleux, creusé de deux dépressions symétriques circulaires, sans tubercules. Pièces sternales et ventrales lisses sur le disque, ponctuées sur leurs marges. Mésotibias et métatibias armés chacun d'une forte épine médiane.

Holotype: 1 ♂ (fig. 9), longueur 11 mm, largeur 4 mm, Malaita, Solomons, Auki 2-20 m, J. L. Gressitt leg. 21.ix.1957. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Cette espèce est très voisine de *nitidulus* Gestro décrit de Nouvelle-Guinée; elle offre le même type de ponctuation pronotale et de relief du mentum. Elle s'en distingue notamment:

— par la stature: *nitidulus* est plus court (longueur 9,5-100 mm) et plus étroit (largeur 3 mm);



FIG. 9.

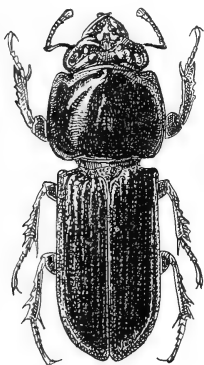
Figulus morosus n.sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.

- par la forme des canthus, qui présentent une nette concavité antérieure chez *nitidulus*;
- par l'épaule, anguleuse chez *nitidulus*, non anguleuse chez *morosus*;
- par la forme de l'épistome;
- par l'armature des mésotibias, unidentés chez *morosus*, pluridentés chez *nitidulus*.

***Figulus leptochilus* n. sp.**

Stature allongée. D'un brun très foncé uniforme, presque noir.

Tête fortement transverse, 3 fois plus large que haute. Epistome en languette étroite très avancée, à marge antérieure rétuse. Angles antérieurs arrondis, continués par des canthus largement arrondis et fortement excavés. Une petite carène au bord interne de chaque œil, gonflée vers l'avant en bosse proéminente. Deux bosses plus faibles entre les yeux, écartées sur l'occiput. Surface lisse et imponctuée, à l'exception des rebords des canthus et des plages comprises entre les yeux et le disque occipital. Mandibules longues, épaisses, régulièrement cintrées, légèrement excavées sur le dessus, imponctuées; chacune d'elles porte une carène complète externo-supérieure et un gros bulbe basal lisse sur le dessus; la tranche interne est armée d'une large dent triangulaire émoussée, entourée de deux dents arrondies plus petites. Antennes de 10 articles.



10

FIG. 10.

Figulus leptochilus n.sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.

Pronotum quadrangulaire, convexe, à côtés parallèles, à angles postérieurs largement arrondis. Quelques points sétigères sur les oreillettes; quelques points peu enfoncés sur le disque, marquant une courte trace de sillon médian. Surface lisse et brillante, imponctuée sauf sur les marges. Scutellum très étroit, à peine visible.

Elytres allongés, convexes. Un tubercule mousse à l'épaule. Chaque élytre porte à partir de la suture 6 stries nettes marquées de points sétigères rapprochés, puis quelques files de points le long des épipleures. Interstries plates et imponctuées, sauf à l'extrême base.

Mentum légèrement excavé, couvert de ponctuation grossière et portant deux bosses luisantes, de part et d'autre de l'axe, écartées mais distantes de la base des mandibules. Submentum avec quelques gros points. Proépisternes peu ponctués. Méta sternum lisse sur le disque, à peine ponctué sur les côtés. Epipleures couvertes de ponctuation grossière et confluyente. Arceaux ventraux lisses. Mésos-

fémurs à peine ponctués, métafémurs lisses. Mésotibias multiépineux, métatibias avec 1 ou 2 fortes épines.

Holotype: 1 ♂ (fig. 10), longueur 13 mm, largeur 5 mm, Tenaru River (mth.), Guadalcanal, Solomons, H. E. Milliron 13.viii.1944. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Cette espèce pourrait être confondue avec *lozoki* Kriesche, du groupe *mento* Albers, dont elle se rapproche par la réduction de la ponctuation pronotale et par la structure du mentum. Mais elle en diffère par l'étirement de l'épistome, par la structure des mandibules et par la denticulation des tibias.

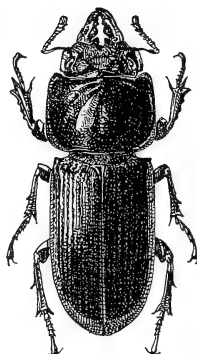
***Figulus mecynodontus* n. sp.**

Stature allongée. D'un noir concolore brillant, dessus et dessous.

Tête transverse, 2 fois $\frac{1}{2}$ plus large que haute. Epistome large et profondément échancré, formant deux saillies écartées touchant la base des mandibules. Angles antérieurs effacés. Canthus larges, excavés et rebordés, raccordés aux angles antérieurs par de larges concavités; leurs côtés subrectilignes et légèrement convergents; deux courtes concavités à l'arrière. Une carène interne le long de chaque œil, renflée vers l'avant. Deux bosses bien marquées entre les yeux, de part et d'autre de l'axe sur le vertex. Mandibules longues, épaisses, à contour extérieur sinué, à section irrégulière, d'aspect boursoufflé, portant une cannelure sur leur face supérieure et une dent mal définie sur leur tranche interne; l'apex relevé vers le haut, à pointe très arrondie.

Pronotum quadrangulaire, convexe, légèrement transverse, à côtés parallèles, à angles postérieurs arrondis. Un petit tubercule au milieu de la marge antérieure. Les deux flancs marqués d'une ponctuation distincte, plus profonde vers les oreillettes, donnant naissance à des soies rousses et s'effaçant sur le disque. Sillon longitudinal bien marqué mais peu profond, formé par quelques gros points qui n'atteignent ni la marge antérieure ni la marge postérieure.

Elytres allongés, convexes, aux calus apicaux saillants, arrondis à l'apex. Un tubercule épineux à l'épaule. Chaque élytre porte, à partir de la suture, 9 stries distinctes constituées par des files de points peu profonds. Quelques points le long des épipleures. Interstries plates et imponctuées, sauf à leur base.



11

FIG. 11.

Figulus mecynodontus n.sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.

Mentum excavé, couvert d'une ponctuation variolée et confluyente, portant deux tubercules larges et peu saillants contre les bases mandibulaires. Submentum lisse. Antennes de 10 articles, avec le funicule et la massue portant des soies dressées. Méta sternum et segments ventraux lisses sur le disque, grossièrement ponctués sur leurs marges. Mésotibias avec 1 ou 2 petites épines. Métatibias avec une épine médiane.

Holotype: 1 ♂ (fig. 11), longueur 14 mm, largeur 5 mm, Solomon Is. San Cristoval, Bwernaniawarikiapu, C. W. O'Brien 12.vii.1960, light trap. In Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, U.S.A.

Cette espèce se distingue au premier coup d'œil par le fort allongement de ses mandibules épaissies et l'échancrure de son épistome.

Elle ne se range avec évidence dans aucun groupe du grand genre *Figulus*; les deux tubercules du mentum sont bien placés comme chez *mento* Albers, mais ils n'en présentent point l'aspect en mamelon brillant caractéristique.

Adresse de l'auteur :

137, boulevard Raspail
F-75006 Paris
France

Ein neuer Höhlen-Weberknecht aus Ceylon (Arach., Opiliones, Biantinae)

von

Vladimir ŠILHAVÝ

Mit 4 Abbildungen

In dieser Arbeit beschreibe ich eine neue Weberknechtart der Subfamilie Biantinae aus den Sammlungen des Genfer Museums. Das Tier kommt aus der Ausbeute der schweizerischen Höhlen-Expedition (Dr. V. Aellen — Dr. P. Strinati, 1970) nach Ceylon. Herrn Dr. Bernd Hauser (Muséum d'Histoire naturelle) möchte ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen, mir dieses Material zur Determination übergeben zu haben.

Biantes aelleni sp. n.

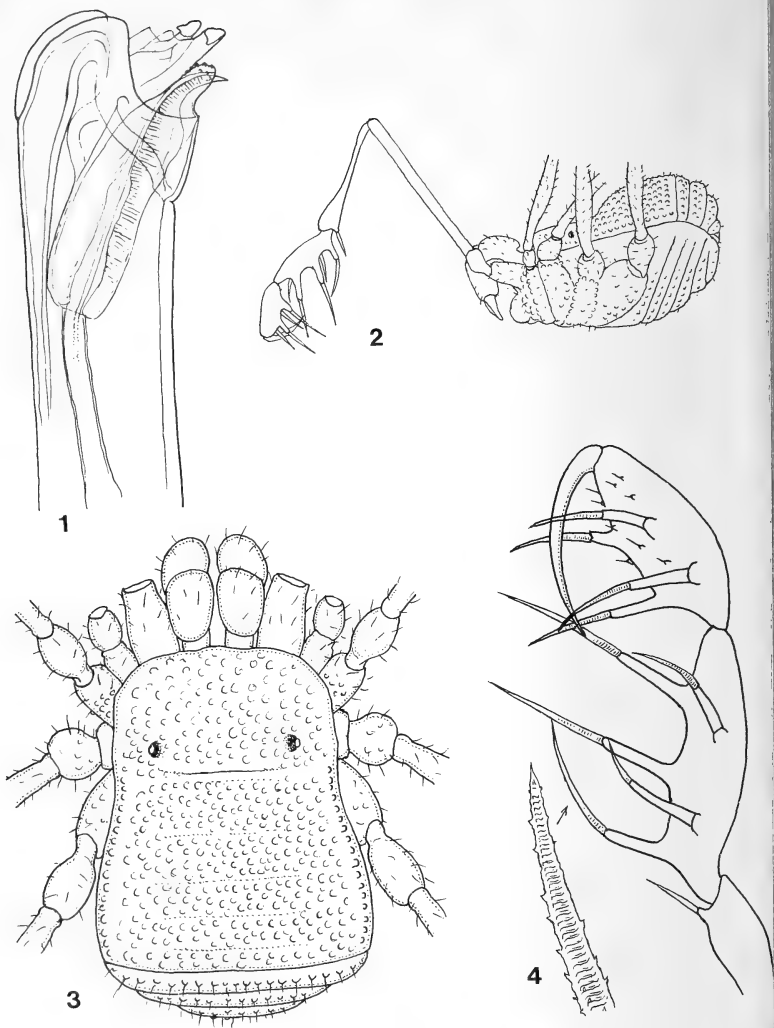
Material und Fundort: 1 ♂, Holotypus. Etikette: Ceylon, grotte de Stripura près de Kuruwita, 22. 1. 1970, leg. Aellen/Strinati. Länge des Körpers 1,5 mm, des I—IV Beines 4, 2—6, 2—4, 4—6,0 mm.

Carapax (Abb. 2 und 3) am Stirnrande ohne Medianhügel. Beide Augen liegen weit voneinander entfernt in der Carapaxfläche nahe dem Carapax-Hinter- rande. Erste Area ohne mediane Längsfurche. Fünf Areen untereinander unscharf begrenzt sowie freie Tergite unbewehrt. Die ganze Dorsalfläche des Körpers dicht bekörnelt, ohne grössere Körnchen-Querreihen. Scutum-Seitenrand mit einer Körnchen-Längsreihe.

Fläche der Coxen mit flachen Körnchen, 3. Coxa mit einer vorderen und hinteren Randreihe von Körnchen. Freie Sternite mit einer Querreihe von flachen Körnchen.

Cheliceren glatt, der dorsoapicale Buckel überall glatt.

Pedipalpen (Abb. 2, 4): Trochanter und Femur völlig unbewehrt, Patella apical-medial mit einem schwachen Stachel, Tibia ventral-medial mit zwei starken



Biantes aelleni sp.n. Holotypus ♂
 1.: Apikalteil des Penis; 2.: Körper von lateral. 3.: Körper von dorsal.
 4.: Pedipalpus von medial.

Stacheln, ventral-lateral mit drei. Tarsus ventral jederseits mit zwei starken Stacheln.

Beine unbewehrt und fast glatt, nur behaart. Zahl der Tarsalglieder: 3, 5, 5, 5. Distitarsus I zweigliedrig, Distitarsus II dreigliedrig. Beine I und II mit einem, III und IV mit zwei einfachen Krallen und einer nicht sehr dichten Scopula.

Penis siehe Abbildung 1.

Färbung des Körpers und aller Gliedmassen hell rostgelb.

Biantes aelleni sp. n. steht der Art *B. vitellinus* Thor., 1891 aus Sumatra nahe. Unterscheidet sich durch die Bewehrung der Körperoberfläche, der Pedipalpen und einer sehr geringen Körperlänge.

Der Holotypus ist deponiert in den Sammlungen des Naturwissenschaftlichen Museums in Genf.

Adresse de l'auteur :

675 22 Stařeč 3, okr. Třebíč
Tchécoslovaquie

Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta

par

Pierre HUNKELER

Avec 36 figures, 1 planche et 10 tableaux

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	811
INTRODUCTION	812
MÉTHODES	813
STATIONS PROSPECTÉES	815
LE PAYS	817
REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR LA PARTIE SYSTÉMATIQUE	819
 CESTODES DE RONGEURS	
I. INTRODUCTION	820
II. LES HÔTES	820
III. PARTIE SYSTÉMATIQUE	823
A. Famille Anoplocephalidae Cholodkowsky, 1902	823
1. <i>Aprostotandrya dasymidis</i> (Hunkeler, 1972)	823
2. <i>Bertiella doucetii</i> Baer, 1953	825
3. <i>Oochoristica</i> sp.	825
4. <i>Skrjabinotaenia occidentalis occidentalis</i> Hunkeler, 1972	825
5. <i>Skrjabinotaenia occidentalis praomidis</i> Hunkeler, 1972	827
6 a. <i>Sudarikovina taterae</i> Hunkeler, 1972	830
6 b. <i>Sudarikovina</i> gen. em.	833

B. Famille Davaineidae Fuhrmann, 1907	835
1. <i>Inermicapsifer congolensis</i> Mahon, 1954	835
2. <i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)	835
3. <i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927	836
C. Famille Dilepididae Fuhrmann, 1907	840
1. <i>Anomotaenia heimi</i> Quentin, 1964	840
2. <i>Anomotaenia steatomidis</i> Hunkeler, 1972	841
D. Famille Hymenolepididae Fuhrmann, 1907	843
1. <i>Hymenolepis diminuta</i> (Rudolphi, 1819)	843
2. <i>Hymenolepis pearsei</i> Joyeux et Baer, 1930	843
3. <i>Hymenolepis petteri</i> Quentin, 1964	845
4. <i>Hymenolepis steatomidis</i> Hunkeler, 1972	846
5. <i>Hymenolepis straminea</i> (Goeze, 1782)	847
6. <i>Hymenolepis uncinispinosa</i> Joyeux et Baer, 1930	850
7. <i>Hymenolepis uranomidis</i> Hunkeler, 1972	851
E. Famille Taeniidae Ludwig, 1886	853
1. <i>Taenia parva</i> Baer, 1926	853
IV. REMARQUES SUR LES GENRES DE CESTODES PARASITES DES RONGEURS AFRICAINS	854
1. Le genre <i>Paranoplocephala</i> Lühe, 1910	854
2. Le genre <i>Bertiella</i> Stiles et Hassal, 1902	855
3. Le genre <i>Oochoristica</i> Lühe, 1898	855
4. Le genre <i>Skrjabinotaenia</i> Akhumian, 1946	856
5. Les genres <i>Andrya</i> Railliet, 1893 et <i>Aprostataandrya</i> Kirschenblatt, 1938	856
6. Les genres <i>Sudarikovina</i> (Spassky, 1951) et <i>Hymenandrya</i> Smith, 1954 .	857
7. Le genre <i>Fuhrmannella</i> Baer, 1925	857
8. Le genre <i>Inermicapsifer</i> Janicki, 1910	858
9. Le genre <i>Raillietina</i> Fuhrmann, 1920	858
10. Le genre <i>Anomotaenia</i> Cohn, 1900	859
11. Le genre <i>Dilepis</i> Weinland, 1858	859
12. Le genre <i>Hymenolepis</i> Weinland, 1858	860
13. Le genre <i>Pseudandrya</i> Fuhrmann, 1943 ?	861
V. RÉPARTITION DES CESTODES DE RONGEURS EN CÔTE-D'IVOIRE ET HAUTE-VOLTA	861
VI. LA FAUNE DES CESTODES DE RONGEURS D'AFRIQUE, CONCLUSIONS	864
CESTODES D'INSECTIVORES	
I. INTRODUCTION	870
II. LES HÔTES PRINCIPAUX	870
III. PARTIE SYSTÉMATIQUE	873
A. Famille Hymenolepididae Fuhrmann, 1907	873
a. Sous-famille Hymenolepidinae Perrier, 1897	
1. <i>Hymenolepis aduncihami</i> Hunkeler, 1972	873
2. <i>Hymenolepis bakanoui</i> Hunkeler, 1972	873

3. <i>Hymenolepis bellieri</i> Hunkeler, 1972	877
4. <i>Hymenolepis dodecacantha</i> Baer, 1925	879
5. <i>Hymenolepis gilloni</i> Hunkeler, 1972	880
6. <i>Hymenolepis khalili</i> Hilmy, 1936	882
7. <i>Hymenolepis lantoensis</i> Hunkeler, 1972	884
8. <i>Hymenolepis maclaudi</i> Joyeux et Baer, 1928	885
9. <i>Hymenolepis mopoyemi</i> Hunkeler, 1972	887
10. <i>Hymenolepis multihami</i> Hunkeler, 1972	890
11. <i>Hymenolepis nagaty</i> Hilmy, 1936	892
12. <i>Hymenolepis vaucheri</i> Hunkeler, 1972	896
13. <i>Hymenolepis</i> spp., aff. <i>pseudofurcata</i> Vaucher, 1971	898

b. Sous-famille Pseudhymenolepidinae Joyeux et Baer, 1936

1. <i>Pseudhymenolepis eburnea eburnea</i> Hunkeler, 1970	900
2. <i>Pseudhymenolepis eburnea ebriensis</i> Hunkeler, 1972	901
3. <i>Pseudhymenolepis papillosa</i> Hunkeler, 1970	903
4. <i>Pseudhymenolepis</i> spp.	903
Les <i>Pseudhymenolepis</i> , discussion	903

B. Famille Mesocestoidae Perrier, 1897 906

1. Larves <i>Tetrathyridium</i>	906
---	-----

C. Infestations accidentelles 907

IV. RÉPARTITION DES PARASITES DE CROCIDURES CHEZ LES DIFFÉRENTS HÔTES . . 908

V. CYTOLOGIE 914

VI. REMARQUES SUR LES HYMENOLEPIDIDAE PARASITES DE « CROCIDURA » ET DE « SUNCUS » 915

A. Essai de regroupement taxonomique des espèces 915

B. Biogéographie 920

RÉSUMÉ 920

BIBLIOGRAPHIE 923

AVANT-PROPOS

C'est un agréable devoir pour nous d'exprimer notre gratitude à notre directeur de thèse, le professeur Jean G. Baer qui, par sa position à la tête de la Commission du Centre suisse de Recherches scientifiques en Côte-d'Ivoire, par l'obtention pour nous d'un subside du Fonds national suisse de la Recherche scientifique et surtout par la façon dont il a suivi cette étude sans ménager ni sa peine, ni ses conseils pertinents a rendu possible la réalisation de ce travail. Nous le prions de trouver ici l'expression de notre respectueuse reconnaissance.

Nous sommes très sensible à l'honneur que nous ont fait les professeurs A. Aeschlimann et C. Combes en acceptant de faire partie du Jury de cette thèse.

La Commission du Centre suisse de Recherches scientifiques en Côte-d'Ivoire a bien voulu nous confier la direction du Centre suisse d'Adiopodoumé de mars 1967 à juillet 1970. Nos tâches administratives n'étaient pas trop lourdes et cela nous a permis de consacrer un temps précieux à des recherches personnelles grandement facilitées par l'équipement du laboratoire du Centre. Que tous les membres de la Commission veuillent croire à nos plus sincères remerciements.

Une grande partie du matériel a été recueilli grâce à la collaboration qui s'est établie avec le Laboratoire d'écologie des Mammifères et des Oiseaux du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé qui a assuré ou facilité un bon nombre de captures et a contrôlé ou procédé aux déterminations des hôtes. Notre profonde reconnaissance s'adresse à L. Bellier et à ses collaborateurs, J.-C. Gautun, F. Adam et J. Vissault.

Les Autorités du pays, et en particulier le Ministre de l'Agriculture qui nous a autorisé à chasser en tout temps et le sous-préfet de Taï qui nous a reçu d'une façon remarquable, ne nous ont pas ménagé leur soutien.

Nous gardons un souvenir ému de l'accueil chaleureux et de l'aide que nous avons trouvés dans tous les villages où nous avons demandé à pouvoir nous installer pour notre travail.

Boukary Porgo, compagnon fidèle et dévoué de toutes les tournées a permis leur réussite par son dévouement, sa bonne humeur et son entregent.

Nous exprimons nos remerciements à nos compagnons du Centre suisse, Marianne Dugerdil et Eric Wahl qui ont collaboré à la bonne ambiance du laboratoire; aux nombreux chercheurs du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, toujours prêts à discuter de divers problèmes et à nous faire profiter de leur connaissance du pays; à une équipe de la Smithsonian Institution (West African Mammals Project) qui nous a fait profiter deux fois de ses camps et de ses captures; au Dr C. Vaucher, de Neuchâtel, qui ne nous a pas ménagé ses avis pertinents.

Le professeur A. Chabaud, directeur au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, nous a accueilli avec beaucoup de gentillesse dans son laboratoire où le Dr J. C. Quentin nous a fait profiter de sa science des Helminthes africains et nous a confié une partie de son matériel.

Le Fonds national suisse de la Recherche scientifique nous a accordé un subside qui nous a permis de récolter et préparer notre matériel, puis de l'étudier après notre retour en Suisse.

Enfin ma femme m'a régulièrement secondé lors de notre séjour africain et je lui dois beaucoup.

INTRODUCTION

Le projet initial de nos recherches était l'étude des Cestodes des petits Mammifères ivoiriens au point de vue systématique et écologique, ainsi que de leur cycle

évolutif. Confronté aux réalités du terrain, nous nous sommes aperçu que tout l'inventaire restait à faire, que de nombreux problèmes de systématique méritaient une étude détaillée et qu'il importait avant tout de réunir un matériel abondant. Un séjour de plus de trois ans en Côte-d'Ivoire, ainsi qu'une tournée en Haute-Volta et sur les bords du Niger nous ont permis de récolter et d'examiner à la recherche de parasites intestinaux près de 1000 Rongeurs et plus de 400 Insectivores. Si ces chiffres peuvent paraître importants au premier abord, ils le sont moins lorsque l'on sait que ces 1400 animaux appartiennent à près de 48 espèces différentes capturées dans 22 stations. Dans peu de cas, finalement, nous avons suffisamment de données pour pouvoir songer à une étude écologique détaillée. Nous nous sommes donc attaché, une fois les espèces précisées, à une approche plus faunistique du problème. Pour les Rongeurs, une étude de la répartition des Cestodes au niveau de la sous-famille ou du genre de l'hôte, ainsi que de leur répartition géographique a apporté quelques résultats intéressants et nous avons pu bâtir quelques hypothèses sur l'origine de certains genres de Cestodes de Rongeurs en examinant leurs représentants parasites d'autres Vertébrés. Pour les Insectivores, nous avons insisté sur un regroupement naturel des Hymenolepididae de *Crocidura* ainsi que sur la répartition de ces Cestodes chez les diverses espèces de Musaraignes ouest-africaines que nous avons examinées.

Deux directions d'étude se sont révélées décevantes: la recherche d'hôtes intermédiaires naturels est restée sans résultat alors que quatre cycles seulement étaient bouclés en laboratoire. La tentative de recourir au caryotype pour différencier certaines espèces d'*Hymenolepis* parasites de *Crocidura* s'est soldée par un échec. Seul l'établissement du nombre chromosomique a été possible et il s'est révélé égal à 12 (à une exception près) chez les 11 espèces étudiées.

Les Trématodes récoltés ont été étudiés par le professeur J. BAER (1971, 1972). Nous avons remis les Nématodes au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris. Les Acanthocéphales sont entre les mains de M^{lle} M. Gassmann à Neuchâtel et les Pentastomes, en partie, entre celles du professeur J. Doucet, à Abidjan.

MÉTHODES

Presque tous les hôtes ont été obtenus vivants et autopsiés peu après leur capture. L'intestin, ouvert longitudinalement, était soit fixé immédiatement au complet, soit placé sous la loupe dans un liquide physiologique pour en détacher les parasites. La fixation, tant des intestins complets que des parasites triés était faite au formol à 10% bouillant, neutralisé et tamponné. Après quelques jours ou quelques semaines, les Vers étaient transférés dans de l'alcool à 70° pour une conservation ultérieure. Nous avons coloré les Vers par la méthode classique: carmin chlorhydrique, puis différenciation à l'alcool acide, éclaircissement à

l'essence de girofle puis montage au baume du Canada. Les coupes ont été colorées soit à l'hémalum-éosine, soit à l'héματοxyline-éosine. Les crochets du rostre et des oncosphères ont été préparés par écrasement dans de la gomme au chloral selon Berlese; les préparations étaient lutées après séchage.

Pour les Hymenolepididae d'Insectivores, nous avons utilisé également deux techniques particulières: d'une part nous avons séparé des Vers, déjà colorés, en proglottis isolés par des coupes à main levée. Cette méthode, indiquée par VAUCHER (comm. pers.) facilite l'observation de certains détails anatomiques et en particulier de la musculature longitudinale. D'autre part nous avons étudié les chromosomes en modifiant la technique utilisée par MEYLAN (1964) pour les chromosomes de Mammifères et en procédant comme suit:

1. Injection intrapéritonéale de colchicine à 1/1000 (Colcemid CIBA) dans la proportion de 2 cc par 100 g de poids de l'animal-hôte. Cette injection, facultative, n'agit pas toujours sur les Vers mais elle se justifiait par le fait que nous préparions à la fois des préparations par écrasement de l'hôte et du parasite.

2. Après 90 mn environ, tuer l'animal, prélever les Cestodes dans un liquide physiologique, puis les tuer par un bain de 10 mn dans de l'eau distillée qui les tue en extension et gonfle les cellules.

3. Fixer 30 à 60 mn dans du Carnoy.

4. Ramollir les Vers par de l'acide acétique à 50% (1 mn environ).

5. Les écraser fortement entre une lame albuminée et une lamelle graissée soit par de la vaseline, soit par du sébum humain.

6. Placer les préparations verticalement dans de l'alcool à 70° et laisser les lamelles se décoller d'elles-mêmes (quelques mn à 1 h).

7. Sécher à l'air, une longue conservation est possible.

Coloration: Réhydrater, puis hydrolyser 6 à 8 mn dans HCL 1 N. Colorer environ 1 h dans le réactif de Schiff, laver ensuite uniquement à l'eau distillée, déshydrater, et monter. Préparation du colorant: dissoudre 1 g de fuchsine basique dans 200 cc d'eau distillée bouillante, puis ajouter 20 cc d'HCL 1 N et 1 g de bisulfite de soude. Laisser décolorer, puis ajouter un excès de fuchsine concentrée dissoute dans de l'eau jusqu'à ce que le colorant reste bien rouge, ou préparer directement avec un bon excès de fuchsine. Nous avons parfois coloré au réactif de Schiff normal, puis renforcé la coloration avec une solution de fuchsine dans de l'eau. Toutes les méthodes élaborées de préparation du colorant nous ont donné de mauvais résultats.

STATIONS PROSPECTÉES (fig. 1)

En Côte-d'Ivoire

Adiopodoumé (5° 20' N, 4° 8' W). Région de forêt sempervirente sur sable. Nombreux biotopes prospectés: forêt de pente, bas-fond marécageux, forêt dégradée, bord de lagune, cultures, friches. Mars 1967 à juin 1970.

Anguédedou (5° 23' N, 4° 7' W). Forêt sempervirente sur sable. Captures en bordure de marigot dans un endroit marécageux. Mai 1967, octobre 1967, juin 1968, mai 1969.

Bakanou (5° 35' N, 4° 37' W). Forêt sempervirente, sol argileux. Captures le long d'un marigot, dans un bas-fond marécageux. Mai 1968.

Banco (5° 23' N, 4° 3' W). Forêt sempervirente sur sable. Captures en forêt de pente et de bas-fond. Février et novembre 1968, février 1969.

Bénoufla (7° 36' N, 6° 17' W). Région de savane guinéenne. Captures dans une galerie forestière. Décembre 1969.

Blékoum (6° 23' N, 3° 31' W). Limite forêt dense semi-décidue — forêt sempervirente. Captures en forêt dégradée à environ 500 m du fleuve Comoé, sol coupé de profonds fossés presque sans eau en saison sèche. Janvier 1969.

Bolo (5° 17' N, 5° 58' W). Région de forêt sempervirente. Captures en forêt et en friches forestières de 1 à 2 ans. Août 1967, décembre 1967.

Duékoué (6° 43' N, 7° 20' W). Région de forêt sempervirente. Captures dans des cultures et des friches. Avril 1968.

Ehania (5° 27' N, 3° 0' W). Forêt sempervirente, sol argileux. Janvier 1969.

Fétékro (7° 48' N, 4° 40' W). Région de savane guinéenne. Captures dans la galerie forestière du Nzi et en savane. Mars 1969.

Goboupleu (7° 27' N, 8° 17' W). Région de forêt sempervirente. Captures dans des friches et cultures. Mars 1970.

Kafiné (8° 30' N, 5° 18' W). Région de forêts claires et savane sub-soudanaises. Captures en savane, dans des cultures et dans la galerie forestière du Nafaron. Mars 1968, octobre 1969, mars 1970.

Komosso (7° 58' N, 4° 3' W). Lisière forêt dense semi-décidue — savane guinéenne. Captures en lisière et en savane. Mars 1969.

Lamto (6° 12' N, 4° 58' W). Lisière forêt dense semi-décidue — savane guinéenne. Captures en savane et en galerie forestière. Novembre 1967, août 1968, juin 1969, février 1970.

Matongouine (7° 17' N, 8° 3' W). Région de forêt sempervirente de moyenne altitude. Captures en forêt, forêt dégradée et cultures. Mars 1970.

Mopoyem (5° 17' N, 4° 32' W). Région de savane prélagunaire. Captures en savane et en plantations industrielles de palmiers à huile. Avril 1967 à décembre 1969.

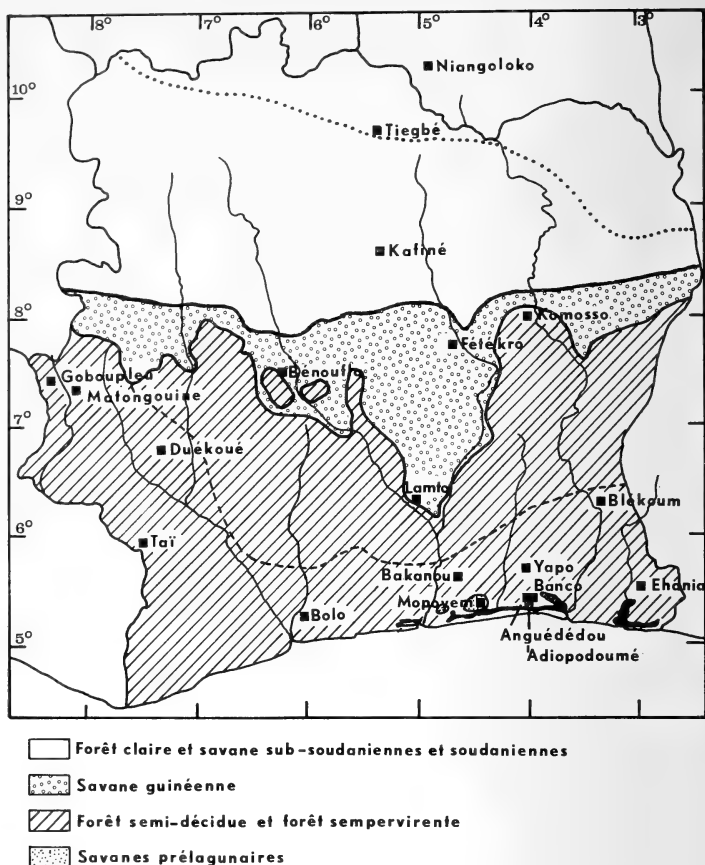


FIG. 1.

Esquisse botanique de la Côte-d'Ivoire et indications des stations prospectées (en pointillé: limite entre les régions soudaniennes et sub-soudaniennes).

Taï (5° 51' N, 7° 27' W). Région de forêt sempervirente. Captures en forêt et dans des cultures. Février 1970.

Tiegbé (9° 41' N, 5° 20' W). Limite savane et forêts claires sub-soudaniennes et soudaniennes. Captures en savane, dans des cultures et au bord d'un marigot. Mars 1968.

Yapo (5° 44' N, 4° 8' W). Forêt sempervirente, sol argileux. Juillet 1967.

En Haute-Volta

Mogtedo (environ 12° 6' N, 1° 6' W). Région de forêts claires et savane soudanienne. Captures dans des cultures et des friches. Février 1968.

Niangoloko (10° 16' N, 4° 53' W). Région de forêts claires et savane soudanienne. Captures dans des cultures et des friches. Février 1968.

Au Niger

Goudel (13° 40' N, 2° 7' E). Bord du Niger. Nombreux palmiers doum. Février 1968.

LE PAYS

Nous nous limiterons à une présentation de la Côte-d'Ivoire. Nous n'avons en effet prospecté que deux stations en Haute-Volta: l'une (Niangoloko) n'est qu'à une vingtaine de kilomètres de la frontière nord de la Côte-d'Ivoire, l'autre (Mogtedo) se trouve à une septantaine de kilomètres à l'est de Ouagadougou, dans une région de savane soudanienne. La seule localité nigérienne où nous avons piégé (Goudel), située à quelques kilomètres à l'ouest de Niamey, sur les bords du Niger, n'est pas typique de ce pays.

Nous résumons quelques caractéristiques de la Côte-d'Ivoire d'après les travaux de RAHM (1954), de DE RHAM (1971), et surtout d'après le récent et remarquable ouvrage collectif publié par l'ORSTOM (AVENARD et al., 1971).

1. *Climat.*

La température moyenne ne varie qu'entre 25 et 28° dans tout le pays mais les amplitudes sont plus marquées au nord, où la différence entre extrêmes moyens atteint 22°, qu'au sud où elle ne dépasse pas 10 à 12°. Le climat est donc chaud partout et la répartition de la végétation dépend plus de la longueur de la saison sèche, de l'humidité et de la nature du sol que de la température. La pluviométrie augmente en gros du nord au sud avec des irrégularités dues au relief ou à l'orientation des côtes par rapport à l'axe sud-ouest des vents dominants. Une zone de plus grande aridité traverse le pays du nord-est au centre-sud mais partout la quantité de pluie tombée dépasse 1000 mm.

Le sud de la Côte-d'Ivoire se caractérise par un climat à deux saisons des pluies. Les précipitations tombent surtout de mai à juillet et d'octobre à novembre. La petite saison sèche (août-septembre) ne semble pas avoir une grande importance écologique. Pendant la grande saison sèche, il n'y a que trois à quatre mois véritablement secs, c'est-à-dire durant lesquels l'évapo-transpiration potentielle est supérieure à la pluviosité.

A mesure que l'on monte vers le nord, la durée de la petite saison sèche diminue et celle-ci ne se remarque plus dans le Centre du pays. Parallèlement la durée de la saison véritablement sèche augmente et atteint sept à huit mois dans le tiers nord du pays où les fortes pluies ne tombent que de juillet à septembre. Elle dure six mois (novembre à avril) dans le Centre et dans la langue de savane guinéenne qui s'enfonce dans la zone forestière.

2. *La végétation.* (Fig. 1.)

Les paysages principaux de la Côte-d'Ivoire sont la forêt dense humide et la savane sub-soudanienne, séparés par une zone de savane guinéenne ou préforestière.

1° La forêt.

Elle occupe le sud du pays. La forêt sempervirente fait place à la forêt semi-décidue lorsque la pluviométrie s'abaisse et que la saison sèche devient plus longue. S'il existe des surfaces de forêts secondaires très anciennes qui ne sont plus distinguables des forêts primaires, la plus grande partie de la zone forestière est recouverte de formations plus ou moins dégradées par l'action de l'homme et moins humides que les groupements végétaux dont elles dérivent.

2° Les savanes.

La savane préforestière, ou guinéenne, occupe une mince bande au Centre du pays et s'enfonce profondément au milieu de la zone forestière. Par endroit d'ailleurs les deux formations sont mélangées. Cette savane se caractérise par l'importance de son couvert graminéen qui est parsemé de quelques arbustes isolés ou groupés en taillis. De nombreux palmiers rôniers lui donnent une physionomie caractéristique. Le maintien de cette formation végétale est dû à l'action des feux de brousse qui la parcourent chaque année et l'on remarque une avancée de la forêt dans les parcelles mises en défens.

Les savanes prélagunaires se rattachent à la savane guinéenne dont elles présentent une forme floristiquement appauvrie. Elles sont d'origine paléoclimatique et datent d'une époque plus sèche où les savanes ont atteint le littoral au Centre du pays et partagé le bloc forestier en deux. Des conditions édaphiques particulières ont permis leur maintien mais elles diminuent aujourd'hui sous la poussée de la forêt d'une part, mais surtout d'autre part sous les attaques de l'homme qui les transforme en plantations industrielles de palmiers à huile et d'hévéas.

La savane sub-soudanienne se reconnaît à une couverture herbacée moins dense et moins haute qu'en savane guinéenne. Dans les régions peu touchées par l'homme les arbres sont nombreux et forment une véritable forêt claire, formation dont dérive probablement la savane. Un tapis graminéen pousse même sous la

forêt. Les feux passent également chaque année mais la quantité plus faible de graminées, l'abondance d'arbres plus adaptés à la sécheresse les rend moins destructeurs.

Les savanes et forêts claires soudaniennes se distinguent avant tout par leur plus grande richesse floristique.

Le long des cours d'eau se trouvent les galeries forestières qui partent de la forêt semi-décidue, passent à travers la savane guinéenne pour atteindre la savane sub-soudanienne et même soudanienne et s'appauvrissent petit à petit en espèces forestières mais permettent à quelques animaux de la forêt de pénétrer profondément à l'intérieur de la zone des savanes.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR LA PARTIE SYSTÉMATIQUE

Les descriptions nouvelles¹ sont basées sur au moins une dizaine de Vers provenant de la même localité et de la même espèce d'hôte. L'hôte-type, représenté presque toujours par plusieurs individus, appartient à l'espèce qui héberge le plus souvent le Cestode décrit.

Nous avons mesuré la poche du cirre, observé la plupart des organes et choisi l'illustration des proglottis adultes parmi les cinq ou six segments qui précèdent celui qui montre les premiers œufs dans l'utérus. Œufs et oncosphères ont toujours été réhydratés avant d'être mesurés. Les différents crochets des oncosphères sont inégaux chez de nombreuses espèces et se répartissent en trois paires: une centrale et deux latérales. Ces dernières comprennent généralement chacune un crochet étroit (qui fait partie des « latéraux étroits ») et un crochet plus large (qui fait partie des « latéraux larges »). Nous donnons souvent les longueurs de ces trois types de crochets.

Nous n'avons pas répété pour chaque description les caractères qui appartiennent à la définition du genre comme par exemple la présence d'une vésicule séminale interne et d'une vésicule séminale externe chez les représentants du genre *Hymenolepis*.

Pour chaque Cestode et pour toutes les stations où le parasite en cause était présent, nous indiquons le nombre d'hôtes de chaque espèce capturés et le nombre d'hôtes parasités. Le rapport nombre de parasités/nombre de capturés est indiqué entre parenthèses après le nom de l'hôte.

Nous précisons également pour chaque espèce de Cestode l'intensité d'infestation, c'est-à-dire le nombre de Vers trouvés par individu-hôte.

Tout notre matériel est déposé à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel.

¹ Dans une note préliminaire (HUNKELER, 1972), seules les diagnoses avaient été publiées.

CESTODES DE RONGEURS

I. INTRODUCTION

Le nombre de travaux se rapportant à des Cestodes de Rongeurs africains est élevé et peut faire penser que cette faune est aujourd'hui bien connue. Malheureusement la plupart des travaux importants sont consacrés aux parasites de Vertébrés en général et il est rare que de nombreux Rongeurs aient été examinés. Cela explique qu'une large étude des Cestodes de Rongeurs dans une région encore peu prospectée permette des découvertes intéressantes. Ainsi QUENTIN (1964, 1971a) en Centrafrique découvre 5 Cestodes nouveaux dont 2 appartiennent à des genres encore jamais décrits chez les Rongeurs d'Afrique. L'examen d'un millier de Rongeurs de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta (ainsi que de quelques specimens du Niger) nous a permis de revoir ou de décrire 17 espèces de Cestodes, dont 5 nouvelles et 5 retrouvées pour la première fois. Mais la multiplicité des genres et des espèces d'hôtes entraîne que, même dans une étude portant sur un nombre important de captures, la faune helminthologique de quelques Rongeurs à densité très faible, ou difficiles à capturer, reste mal connue. De plus, certains Cestodes sont extrêmement rares. Ainsi il nous a fallu en Côte-d'Ivoire autopsier 82 *Lophuromys* pour trouver une seule fois *Hymenolepis petteri* Quentin, 1964, parasite typique de ce Rongeur.

II. LES HÔTES

Ils sont présentés sur le tableau 1 en suivant la classification adoptée par ROSEVEAR (1969). Le genre *Rattus*, en particulier, est restreint aux seules espèces *R. rattus* et *R. norvegicus* car, comme le dit si bien ROSEVEAR (p. 247): « Any experienced taxonomist of African murines immediately recognises a *Praomys*, a *Mastomys* or a *Stochomys* as such; and while fully aware of their possible close relationship he does not think of them or refer to them, except in formal publications and in deference to Ellerman, as *Rattus*. » Remarquons que l'auteur anglais suit les conclusions de PETTER (1964, 1966a) et fait passer le genre *Cricetomys* des Muridae aux Cricetidae, dans la sous-famille des Cricetomyinae. Les Dendromurinae, en revanche, restent parmi les Muridae bien que LAVOCAT (1959), sur la base de documents paléontologiques ait proposé de les rapprocher des Cricetidae.

Devant la multiplicité des formes de *Mastomys* de l'Ouest africain, ROSEVEAR (1969) préfère les réunir provisoirement toutes sous le vocable *M. natalensis* (A. Smith). Toutefois, comme une forme de Côte-d'Ivoire correspond bien à

M. erythroleucus Temminck (MATTHEY, 1958; HEIM DE BALSAC et AELLEN, 1965), nous utiliserons cette dénomination pour désigner les *Mastomys* brun-roux habitant les éclaircies de la zone de forêt et la savane et particulièrement abondants dans les cultures. *Mastomys* « de maison », dont le statut taxonomique est encore peu clair, correspond pour nous à des animaux très gris habitant les villages de la zone de savane, où ils sont fréquents.

Mus musculoides Temminck et *Mus setulosus* Peters appartiennent toutes deux au sous-genre *Leggada*. La distinction entre *M. musculoides* adulte et *M. setulosus* jeune est délicate et, comme il nous manquait de nombreuses déterminations précises, nous n'avons pas séparé les deux espèces.

TABLEAU 1

Liste des hôtes et de leurs parasites

Hôtes	Parasites	Total examinés	Total parasites
SCIURIDAE			
SCIURINAE			
	<i>Heliosciurus gambianus</i> (Ogylbi)	1	0
	<i>Protoxerus stangeri</i> Waterhouse	1	0
ANOMALURIDAE			
ANOMALURINAE			
	<i>Anomalurus peli peli</i> Schlegel et Muller	8	
	<i>Bertiella douceti</i> Baer, 1953		2
	<i>Anomalurus derbianus fraseri</i> Waterhouse	7	
	<i>Bertiella douceti</i> Baer, 1953		6
	<i>Anomalurops beecrofti</i> (Fraser)	1	0
ZENKERELLINAE			
	<i>Idiurus macrotis</i> Miller	1	0
CRICETIDAE			
GERBILLINAE			
	<i>Tatera kemp</i> Wroughton	63	
	<i>Sudarikovina taterae</i> Hunkeler, 1972		13
	<i>Tatera guineae</i> Thomas	17	
	<i>Sudarikovina taterae</i> Hunkeler, 1972		2
	<i>Tatera</i> sp.	21	
	<i>Sudarikovina taterae</i> Hunkeler, 1972		2
	<i>Taterillus gracilis gracilis</i> Thomas	23	
	<i>Sudarikovina taterae</i> Hunkeler, 1972		4
CRICETOMYINAE			
	<i>Cricetomys emini</i> Wroughton	7	
	<i>Inermicapsifer congolensis</i> Mahon, 1954		5
	<i>Cricetomys gambianus</i> Waterhouse	2	
	<i>Inermicapsifer congolensis</i> Mahon, 1954		2

Hôtes	Parasites	Total examinés	Total parasites
MURIDAE			
MURINAE			
<i>Arvicanthis niloticus</i> Desmaret		17	
<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)			1
<i>Hymenolepis straminea</i> (Goeze, 1782)			7
<i>Hymenolepis uranomidis</i> Hunkeler, 1972			4
<i>Dephomys defua</i> (Miller)		3	
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			3
<i>Dasymys incomtus rufulus</i> Miller		53	
<i>Aprostata drya dasymidis</i> (Hunkeler, 1972)			4
<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)			7
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			14
<i>Hymenolepis steatomidis</i> Hunkeler, 1972			1
<i>Hymenolepis uranomidis</i> Hunkeler, 1972			2
<i>Hybomys trivirgatus trivirgatus</i> (Temminck)		26	
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			3
<i>Hymenolepis pearsei</i> Joyeux et Baer, 1930			18
<i>Hymenolepis uncinispinosa</i> Joyeux et Baer, 1930			4
<i>Hylomiscus</i> spp.		19	
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			1
<i>Lemniscomys striatus striatus</i> Linné		78	
<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)			25
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			3
<i>Hymenolepis uranomidis</i> Hunkeler, 1972			5
<i>Lemniscomys griselda linulus</i> (Thomas)		6	
<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)			4
<i>Lemniscomys barbarus nigeriae</i> (Thomas)		3	
<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)			1
<i>Lemniscomys</i> sp.		8	
<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)			4
<i>Lophuromys sikapusi sikapusi</i> (Temminck)		82	
<i>Anomotaenia heimi</i> Quentin, 1964			17
<i>Hymenolepis petteri</i> Quentin, 1964			1
<i>Malacomys edwardsi</i> Rochebrune		31	
<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)			1
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			23
<i>Hymenolepis pearsei</i> Joyeux et Baer, 1930			1
<i>Hymenolepis uncinispinosa</i> Joyeux et Baer, 1930			1
<i>Mastomys erythroleucus</i> Temminck		90	
<i>Skrjabinotaenia occidentalis occidentalis</i> Hunkeler, 1972			22
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			39
<i>Hymenolepis straminea</i> (Goeze, 1782)			7
<i>Hymenolepis uranomidis</i> Hunkeler, 1972			3
<i>Mastomys</i> sp. (« de maison »)		29	
<i>Skrjabinotaenia occidentalis occidentalis</i> Hunkeler, 1972			1
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			3
<i>Hymenolepis straminea</i> (Goeze, 1782)			2
<i>Mus setulosus</i> Peters et			
<i>Mus minutoides</i> Temminck		123	
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927			14
<i>Hymenolepis diminuta</i> (Rudolphi, 1819)			2
<i>Hymenolepis straminea</i> (Goeze, 1782)			14

Hôtes	Parasites	Total examinés	Total parasites
<i>Myiomys lowei</i> Hayman		17	
	<i>Aprostotandrya dasymidis</i> (Hunkeler, 1972)		1
	<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)		4
<i>Myomys daltoni ingoldbyi</i> (Hayman)		3	0
<i>Oenomys hypoxanthus ornatus</i> Thomas		2	
	<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)		(1)
	<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927		(1)
<i>Praomys tullbergi</i> (Thomas)		98	
	<i>Skrjabinotaenia occidentalis praomidis</i> Hunkeler, 1972		4
	<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927		47
<i>Thamnomys rutilans</i> (Peters)		1	0
<i>Uranomys ruddi</i> Dollman		95	
	<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927		3
	<i>Hymenolepis steatomidis</i> Hunkeler, 1972		1
	<i>Hymenolepis straminea</i> (Goeze, 1782)		1
	<i>Hymenolepis uranomidis</i> Hunkeler, 1972		52
<i>Rattus rattus</i> (Linné)		15	
	<i>Hymenolepis diminuta</i> (Rudolphi, 1819)		4
DENDROMURINAE			
<i>Dendromus melanotis</i> A. Smith		1	
	<i>Hymenolepis straminea</i> (Goeze, 1782)		1
<i>Steatomys</i> , groupe <i>opimus</i>		12	
	<i>Anomotaenia steatomidis</i> Hunkeler, 1972		4
	<i>Hymenolepis steatomidis</i> Hunkeler, 1972		5
GLIRIDAE			
GRAPHIURINAE			
<i>Graphiurus murinus spurelli</i> Dollman		9	0
<i>Graphiurus hueti</i> Rochebrune		5	
	<i>Oochoristica</i> sp. (immat.)		(1)
THRYONOMYIDAE			
<i>Thryonomys swinderianus swinderianus</i> (Temminck)		1	0

III. PARTIE SYSTÉMATIQUE

A. FAMILLE ANOPLOCEPHALIDAE Cholodkowsky, 1902

1. *Aprostotandrya dasymidis* (Hunkeler, 1972)¹

Hôte: *Dasymys incommutus rufulus* Miller.

Localité-type: Tiegbé.

Matériel de description: 20 Cestodes provenant de 4 *Dasymys*.

¹ Nommé par erreur *Andrya dasymidis* dans notre note préliminaire (HUNKELER, 1972).

Trouvé à Tiegbé chez *Dasymys incommis rufulus* Miller (4/13) et chez *Myomys lowei* Hayman (1/1).

Intensité d'infestation: de 1 à 20 Vers.

Description (fig. 2): longueur: 10-20 mm, largeur maximum: 4 mm. Musculature longitudinale formée de nombreux faisceaux disposés en 2 couches principales, musculature transverse et oblique bien développée. 2 paires de vaisseaux excréteurs longitudinaux. Une paire de nerfs longitudinaux principaux accompagnés chacun de 2 nerfs accessoires. Ces pores génitaux débouchent au

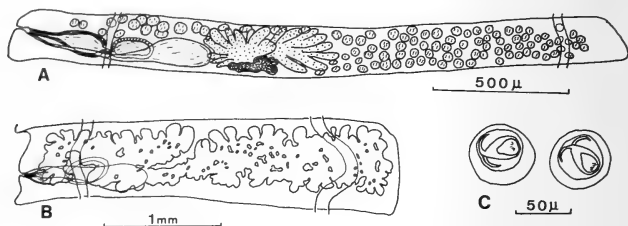


FIG. 2.

Aprostatandrya dasymidis (Hunkeler, 1972). A: Proglottis adulte. B: Proglottis gravid. C: Œufs.

milieu du bord du proglottis et alternent par larges sections. De nombreux Vers ont des pores unilatéraux.

Scolex: 680-760 μ de \varnothing . Ventouses: 295-320 \times 235-255 μ .

Organes mâles: environ 120 à 130 testicules répartis sur 2 à 3 couches. Ils occupent surtout la partie antiporale du proglottis mais se trouvent également en avant de l'ovaire et des conduits génitaux. Poche du cirre: 270-320 \times 113-133 μ , à paroi très épaisse et contenant une vésicule séminale interne pyriforme. Vésicule séminale externe présente et entourée de cellules glandulaires, de même que le canal qui la relie à la poche du cirre. Cirre armé.

Organes femelles: Ovaire poral, très ramifié. Vitellogène derrière l'ovaire, lobé. Le vagin débouche en arrière de la poche du cirre. Sa partie distale est renflée et ciliée et il se dilate en un gros réceptacle séminal non contourné. Utérus d'abord sous la forme d'un tube transversal puis devenant extrêmement lobé-réticulé et dépassant largement les vaisseaux excréteurs. Oeufs: 47-53 μ . Oncosphères: 13-16,5 μ . Crochets des oncosphères: 8-9 μ . L'embryophore est muni d'un appareil pyriforme à 2 cornes.

Discussion: le nombre élevé de testicules permet de séparer facilement cette espèce de tous les autres *Aprostatandrya* qui en possèdent tous moins de 100. C'est le seul représentant africain du genre et le seul qui soit parasite de Muridae.

2. *Bertiella douceti* Baer, 1953

Hôtes et localités: *Anomalurus peli peli* Schlegel et Müller à Bolo (1/5) et *Ehania* (1/2); *Anomalurus derbianus fraseri* Waterhouse à Bolo (4/5) et *Ehania* (2/2).

Intensité d'infestation: de 3 à 15 Vers.

Répartition: Côte-d'Ivoire, chez *Anomalurus peli peli* (BAER, 1953).

Description (entre parenthèses, les dimensions données dans la description originale): longueur: 100 mm (280-300 mm). largeur: 5 mm (8 mm). Scolex: 440-525 μ (686 μ), ventouses: 170-200 μ (252-206 μ). Poche du cirre: 310-440 \times 100-190 μ (274-336 \times 155-190 μ). 115 à 140 testicules (environ 130). Oeufs: 39-43 \times 39-42 μ (39-40 μ). Oncosphères: 13-14 \times 12-13 μ (9-11 μ). Crochets des oncosphères: 6-7 μ .

L'anatomie correspond parfaitement à celle qu'a décrite BAER, sauf sur 2 points: le vagin est souvent très contourné et le cirre est armé de minuscules épines. Celles-ci se devinent à peine sur les cirres évaginés et ne se voient guère que sur du matériel éclairci au Berlese alors que chez *Bertiella congolensis* Baer et Fain, 1951, les épines du cirre sont déjà bien visibles en préparation totale. Nos spécimens sont plus courts que ceux de BAER, mais les seuls Vers parfaitement mûrs que nous ayons obtenus provenaient de la petite espèce d'*Anomalure*.

3. *Oochoristica* sp.

Nous avons trouvé chez un *Graphiurus hueti* Rochebrune à Bolo plusieurs centaines de Vers immatures que nous rapportons au genre *Oochoristica*. Malgré l'intensité de l'infestation, nous ne sommes pas sûr d'avoir dans ce cas affaire à l'hôte normal à cause de l'immaturité des Vers et du fait que tous les autres *Graphiures* examinés étaient indemnes de Cestodes.

4. *Skrjabinotaenia occidentalis occidentalis* Hunkeler, 1972

Synonyme: *Catenotaenia lobata sensu* Joyeux et Baer, 1927, chez « *Epimys marungensis* » Noack, au Dahomey.

Hôte: *Mastomys erythroleucus* (Temminck).

Localité-type: Kafiné.

Matériel de description: 60 Cestodes provenant de 5 *Mastomys*

Trouvé chez *Mastomys erythroleucus* à Adiopodoumé (3/20), Mopoyem (3/14),

Duékoué (1/4), Komosso (1/7), Kafiné (14/43) et chez *Mastomys* « de maison » à Kafiné (1/19).

Intensité d'infestation: 1 à 3 Vers dans les 2/3 des cas sinon de 4 à 19.

Description (fig. 3): longueur: 20-60 mm, largeur: 1 à 3 mm. Les proglottis adultes mesurent $1,4-1,6 \times 0,8-1,1$ mm, les proglottis gravides $2-3 \times 0,8-2$ mm. Seuls les proglottis très jeunes sont plus larges que longs. Il y a de 25 à 55 proglottis. Système excréteur ramifié. Pores génitaux très antérieurs, alternant irrégulièrement.

Scolex: large de $365-450 \mu$, ventouses: $125-140 \mu$ de \varnothing . Ventouse apicale visible chez les jeunes Vers.

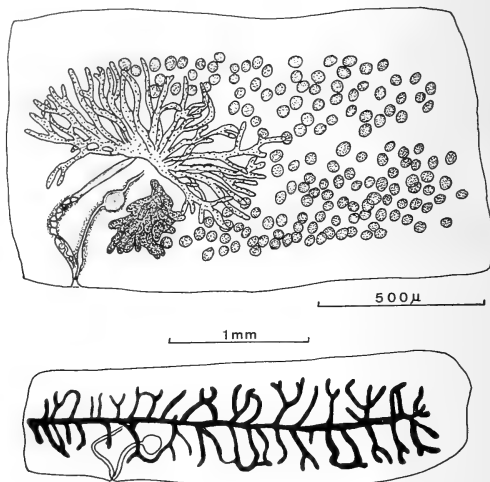


FIG. 3.

Skrjabinotaenia occidentalis occidentalis Hunkeler, 1972. Proglottis adulte et proglottis gravis

Organes mâles: 110 à 160 testicules disposés en majeure partie derrière les organes femelles mais remontant de chaque côté de ceux-ci jusqu'à la hauteur du vitellogène. Les testicules sont ronds ou ovalaires avec un \varnothing maximum de $36-68 \mu$. Poche du cirre: $160-200 \times 40-54 \mu$. Cirre cilié. Canal déférent contourné dans la poche du cirre et à la sortie de celle-ci, entouré à cet endroit de cellules chromophiles. Pas de vésicule séminale externe, mais la partie proximale du canal déférent est un peu élargie. La poche du cirre débouche en avant du vagin dans l'atrium génital.

Organes femelles: ovaire au milieu et dans la partie antérieure du proglottis. Il est très lobé, avec des lobes longs et fins totalisant 40 à 60 extrémités de lobes. Vitellogène poral, très lobé, grand, s'avancant vers les bord du proglottis au moins

aussi loin que les testicules. Vagin généralement droit, cilié, entouré de cellules chromophiles. Réceptacle séminal arrondi. Utérus avec 14 à 25 branches de chaque côté, ces branches généralement ramifiées et souvent anastomosées. Oeufs: $33-36 \times 14-18 \mu$. Oncosphères: $10,5-13 \times 5-6 \mu$. Crochets des oncosphères: environ 14μ .

Discussion: La systématique de la sous-famille des Catenotaeniinae Spassky, 1949 a déjà été abondamment discutée. Nous renvoyons au récent travail de QUENTIN (1971a) pour plus de détails et suivons les conclusions de cet auteur quant à la séparation des genres *Catenotaenia* et *Skrjabinotaenia* fondée avant tout sur l'anatomie du système osmo-régulateur. Par leurs canaux excréteurs ramifiés, nos Vers appartiennent au genre *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946. La disposition des testicules permet de séparer *S. o. occidentalis* Hunkeler, 1972 de *S. lobata* (Baer, 1925) dont les testicules sont disposés surtout sur les côtés des organes femelles et de *S. compacta* (Ortlepp, 1962) chez qui ils entourent les organes femelles, de plus *S. compacta* ne compte que 6 à 13 proglottis. *S. media* Quentin, 1971 n'a qu'une dizaine de proglottis et que 9 à 10 branches de chaque côté de l'utérus; cirre et vagin ne sont pas ciliés. *S. lucida* (Ortlepp, 1962), décrit chez *Rattus* (*Aethomys*) *chrysophilus* (de Winton) au Transvaal est beaucoup plus proche de notre matériel. Il s'en sépare par les caractères suivants: poche du cirre plus petite ($270-300 \mu$ chez *S. lucida* contre $160-200 \mu$ chez *S. o. occidentalis*, ovaire moins lobé (16 à 25 lobes contre 40 à 60), champ testiculaire s'approchant plus du bord du proglottis que le vitellogène qui reste petit et assez massif, testicules plus gros ($70-90 \mu$) que chez *S. occidentalis* (36-68). Les proglottis gravides atteignent 7 mm de long chez *S. lucida*, 3 mm chez *S. occidentalis* chez qui tous les proglottis sont beaucoup moins en forme de graine de courge et plus petits (n'oublions pas que *S. lucida* a été trouvé une seule fois, et avec un taux d'infestation de 60 individus; il est donc possible que cette espèce puisse atteindre une taille plus grande. Chez *S. o. occidentalis*, nous avons observé des variations de taille allant de 1 à 3 selon l'intensité de l'infestation). L'anastomose des ramifications utérines s'observe également chez *S. lobata* et chez *S. lucida*, mais jamais à un degré aussi prononcé que chez *S. o. occidentalis*. ORTLEPP (1962) insiste sur l'aspect semi-transparent de *S. lucida* mais cette qualité peut dépendre d'un état macéré du Ver à la fixation.

5. *Skrjabinotaenia occidentalis praomidis* Hunkeler, 1972

Hôte: *Praomys tullbergi* (Thomas).

Localité-type: Fétékro.

Matériel de description: 12 Cestodes provenant de 2 *Praomys*.

Localisation: canal pancréatique et intestin.

Trouvé chez *Praomys tullbergi* (Thomas) à Kafiné (1/14), Bénoufla (1/1) et Fétékro (2/8).

Description (fig. 4): longueur 15-35 mm, largeur 1-2 mm. Les proglottis adultes mesurent $1,5 \times 1-1,5$ mm, les proglottis gravides $2,5-4,5 \times 1$ mm. Il y a 18 à 30 proglottis.

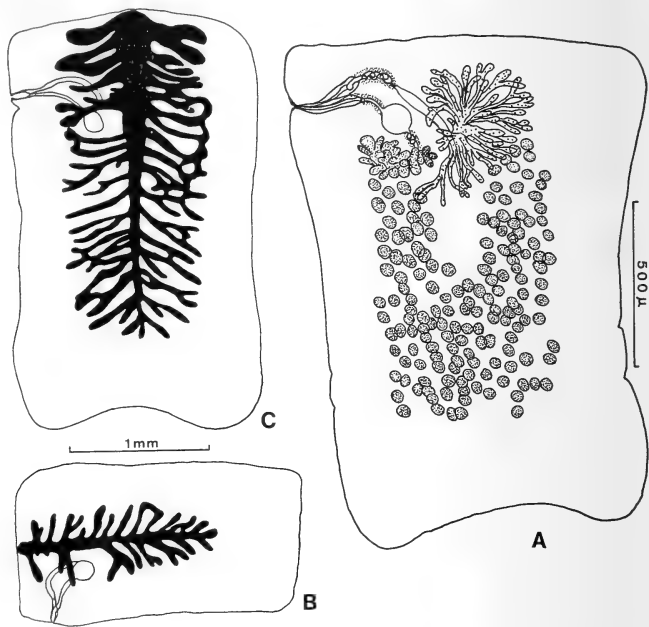


FIG. 4.

Skrjabinotaenia occidentalis praomidis Hunkeler, 1972.

A: Proglottis adulte. B: Proglottis gravide (type). C: Proglottis gravide (autre Ver).

Scolex: large de 500-580 µ, ventouses: 160-190 µ de Ø. Le scolex et le cou sont recouverts d'« épines » orientées vers l'arrière et longues de 2,5-5 µ. Ce revêtement serré commence à la hauteur des ventouses et s'atténue vers l'arrière pour disparaître presque complètement à l'approche des premières parois interproglottidiennes.

Organes mâles: 120 à 160 testicules de même taille et disposés comme chez *S. o. occidentalis*. Poche du cirre: 170-200 × 54-60 µ. Détails comme chez la sous-espèce typique.

Organes femelles: ovaire très antérieur et très lobé (35 à 50 extrémités de lobes). L'utérus compte 10 à 20 branches de chaque côté. Il est souvent orienté: le tronc et les ramifications sont plus larges dans la partie antérieure et la partie postérieure n'atteint pas l'extrémité du proglottis, mais cette disposition ne s'observe pas toujours. Les anastomoses des branches utérines existent aussi. Oncosphères: $9,5-13 \times 5-7 \mu$. Crochets des oncosphères: environ 4μ .

Discussion: La localisation de représentants des genres *Stilesia*, *Thysanosoma*, *Crossotaenia* dans les voies biliaires de Ruminants, ainsi que d'*Hymenolepis straminea* (Goeze) dans celles de divers Rongeurs, dont *Mastomys*, est bien connue. En revanche, aucun Cestode, à notre connaissance, n'a été trouvé dans les voies pancréatiques de son hôte. Il n'y aurait pas d'impossibilité matérielle à la présence de *S. occidentalis praomidis* dans les voies biliaires de son hôte puisque l'on y trouve en Côte-d'Ivoire les Trématodes *Lyperosomum africanum* Baer, 1957 et d'autres espèces (BAER, 1971).

Morphologiquement, la sous-espèce *praomidis* ne se sépare de la sous-espèce typique que par des ventouses plus grandes (160-190 contre 125-140 μ), un scolex un peu plus grand (500-580 contre 365-450 μ), la taille plus faible (15-35 mm contre 20-60 mm), l'ovaire plus petit. L'utérus est parfois plus développé dans sa partie antérieure. Le scolex est entouré d'« épines » longues de 2,5-5 μ . Ce dernier caractère est très net mais sa valeur taxonomique est discutable. En effet, nous avons trouvé dans l'intestin de *Praomys* des Vers immatures qui n'avaient pratiquement pas d'épines (mais il pouvait bien sûr s'agir de spécimens de *S. o. occidentalis*), et dans l'intestin de *Mastomys* des Vers immatures qui avaient de petites épines (environ 1 μ). Il est donc possible que le caractère régresse dans l'intestin de *Mastomys* alors qu'il s'accentue dans le canal pancréatique de *Praomys*. Faute d'expérimentation, il est impossible de savoir si les caractères de *S. o. praomidis* sont simplement dus à un développement dans un hôte différent et dans une localisation particulière ou s'ils sont fixés génétiquement. Dans ce doute, et en nous appuyant également sur le fait que nous n'avons trouvé des *Skrjabinotaenia* chez *Praomys* que dans les localités où cet hôte vit très près de *Mastomys*, c'est-à-dire dans les forêts-galeries, nous donnons provisoirement à la forme particulière de *Praomys* le statut de sous-espèce.

Pathologie: alors que les Vers immatures se trouvaient dans l'intestin de l'hôte, presque tous les individus mûrs étaient fixés dans le canal pancréatique, avec parfois un fragment de strobila qui dépassait dans l'intestin. Des scolex ont été trouvés fixés jusqu'à 9 mm de l'extrémité distale du canal. Ce dernier est très dilaté lors de fortes infestations et peut atteindre un \varnothing interne de 3 mm près de l'intestin, dont il reste séparé par une constriction laissant un passage réduit. La paroi du canal est fortement épaissie par du tissu conjonctif (fig. 5). À l'intérieur, la muqueuse est très aplatie et totalement décapée par endroit. Vers l'extré-

mité distale du canal, la sécrétion est très intense et il est possible qu'à l'irritation mécanique due aux Vers s'ajoute le fait que la dilatation énorme du canal ait ramené dans la lumière du conduit des groupes de cellules sécrétrices généralement situés dans des cryptes. Malgré cela l'action des Vers reste surtout mécanique et la réaction de l'hôte est relativement discrète.

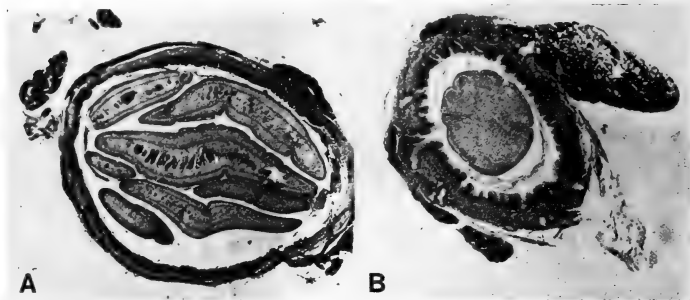


FIG. 5.

Skrjabinotaenia occidentalis praomidis Hunkeler, 1972.

A: En place vers l'extrémité distale du canal pancréatique.

B: Scolex au début du canal pancréatique. (A et B ne sont pas à la même échelle.)

6 a. *Sudarikovina taterae* Hunkeler, 1972

Hôte: *Tatera kempi* Wroughton

Localité-type: Lamto.

Matériel de description: 30 Vers provenant de 3 *Tatera kempi*.

Trouvé chez *Tatera kempi* Wroughton à Lamto (3/5), Mogtedo (1/1), Niangoloko (3/14), Tiegbé (2/7), Komosso (4/15); chez *Tatera guineae* Thomas à Mogtedo (1/1), Niangoloko (1/6); chez *Tatera* spp. à Tiegbé (1/4), Kafiné (1/15) et chez *Taterillus gracilis gracilis* Thomas à Mogtedo (2/13), Niangoloko (1/6) et Tiegbé (1/4).

Intensité d'infestation: 11 fois un seul Ver, 9 fois 2 à 7 Vers, 1 fois 16 Vers.

Description (fig. 6): longueur maximum: 90 mm, largeur maximum: 1 mm. Musculature longitudinale peu développée, formée de nombreux faisceaux comprenant chacun très peu de fibres. Musculature transversale abondante. Vaisseau excréteur dorsal très étroit, vaisseau ventral de largeur variable, parfois énorme. Un vaisseau transverse relie les deux vaisseaux ventraux à l'arrière de chaque proglottis. Les conduits génitaux passent en dessus des conduits excréteurs.

Atriums génitaux unilatéraux, profonds, débouchant vers le milieu du bord du proglottis. Proglottis très plats, d'abord un peu plus larges que longs puis plus longs que larges lorsqu'ils sont gravides, parfois en cucurbitains lorsque les œufs sont mûrs.

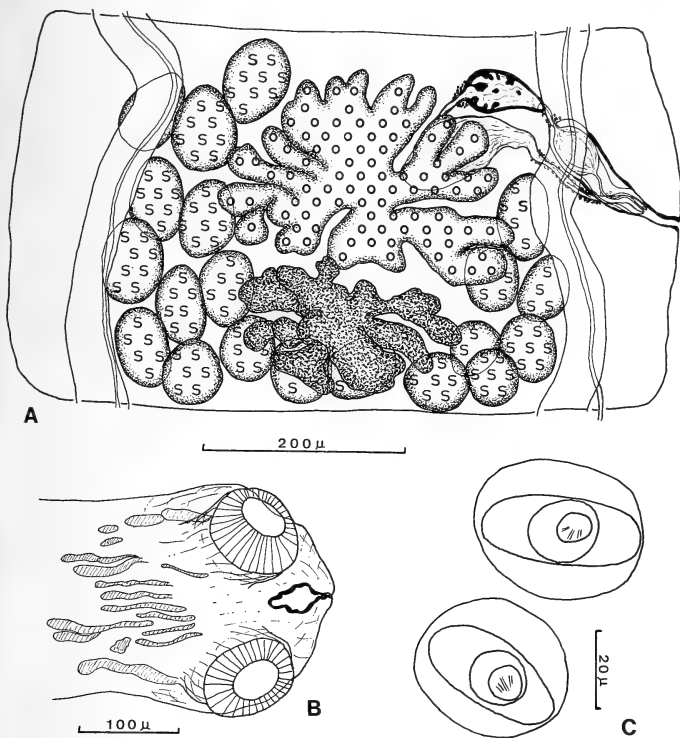


FIG. 6.

Sudarikovina taterae Hunkeler, 1972. A: Proglottis adulte. B: Scolex. C: Œufs.

Scolex: large de 180-245 μ . Ventouses rondes à ovalaires, avec un \varnothing maximum de 70-90 μ . « Rostre » long de 65-75 μ . Cet appareil apical se présente sous la forme d'une cavité irrégulière reliée à l'apex du scolex par un canal contourné et bordée d'une paroi anhiste. Dans le scolex et en arrière de celui-ci, jusqu'à une distance de 250-300 μ , on observe des masses fortement colorées contenant de nombreux noyaux (cellules glandulaires ?). Il y a un cou de plus de 1 mm.

Organes mâles: 14 à 20 testicules disposés en arrière et sur les côtés des organes femelles, souvent également dans la moitié porale antérieure. Poche du cirre: $160-205 \times 63-85 \mu$. Cirre armé. Il y a une vésicule séminale interne. La vésicule séminale externe surtout lorsqu'elle est jeune, a une paroi épaisse d'environ 5μ où l'on voit des noyaux pouvant appartenir à des cellules glandulaires. On observe souvent de longues gouttelettes de sécrétion rattachées à la paroi par un mince pédoncule ou libres dans la vésicule. Ces gouttelettes renferment de nombreux noyaux, mais aucune structure cellulaire n'est visible. On les retrouve, mais sans noyaux, parmi les spermatozoïdes dans la vésicule séminale interne et même dans le réceptacle séminal. Quelques cellules chromophiles se trouvent autour des deux extrémités de la vésicule séminale externe.

Organes femelles: ovaire profondément et abondamment lobé, central. Vitellogène lobé, situé derrière l'ovaire. Vagin presque droit, entouré d'un manchon de cellules chromophiles dans sa partie distale. Il débouche à la face dorsale de la poche du cirre et se dilate fréquemment en ampoule vaginale vers son extrémité. Réceptacle séminal situé derrière la vésicule séminale externe, à paroi épaisse lorsqu'il est jeune, devenant mince lorsqu'il est distendu par les spermatozoïdes. Utérus très réticulé, repoussant un peu mais ne dépassant jamais les vaisseaux excréteurs. Œufs: $43-47 \times 35-40 \mu$. Embryophore très grand, ovale: $36-45 \times 15-18 \mu$. Oncosphères minuscules: $8-9,5 \times 7-8 \mu$. Crochets des oncosphères: environ 6μ (2 centraux) et 5μ (4 latéraux). Il y a une paroi entre l'embryophore et l'oncosphère.

Variations: il peut y avoir jusqu'à 25 testicules et la taille des ventouses atteint parfois 128μ . La taille des épines du cirre varie dans de notables proportions.

Discussion: JOYEUX et BAER (1930a) ont décrit chez *Xerus erythropus* au Niger un Ver qu'ils ont nommé *Andrya monodi*. L'examen du type nous permet de préciser plusieurs points: le « rostre assez peu développé, inerme » des auteurs précités est en réalité une formation exactement semblable à celle que nous décrivons chez *S. taterae*, c'est-à-dire une cavité à paroi plissée en communication avec l'apex du scolex. Nous n'avons pas pu voir sur le seul scolex existant s'il y avait des formations glandulaires en arrière du scolex. En revanche il apparaît que la vésicule séminale externe possède une paroi glandulaire du même type que celle de *S. taterae*. Le vagin débouche dorsalement par rapport à la poche du cirre et non en arrière de celle-ci. Les testicules sont au nombre de 15 à 18. Les œufs ne possèdent pas d'appareil pyriforme, mais une structure difficile à interpréter sur du matériel monté au baume, mais ressemblant à celle que nous avons trouvée dans notre matériel (fig. 7).

Nos Vers se séparent de *Andrya monodi* surtout par la forme et la taille de l'ovaire, large au maximum de 170μ , à lobes courts et massifs chez *monodi* alors qu'il est large au minimum de 250μ et qu'il possède des lobes longs et fins chez

S. taterae. De même, le vitellogène est large au maximum de $120\ \mu$ dans le premier cas, au minimum de $170\ \mu$ dans le second. Chez *A. monodi*, le réceptacle séminal est allongé, contrairement à celui de *taterae*. Les œufs sont différents chez les deux espèces.

L'autre forme proche est le Ver décrit en Rhodésie chez *Tatera lobengulae* de Winton par BAER (1933) et nommé *Andrya africana*. Cette espèce se distingue de la nôtre par le nombre plus élevé de testicules (26 à 30), l'ovaire et le vitellogène plus massifs et le cirre inerme. Le scolex est inconnu. Le type, bien que très macéré, nous a permis de voir les détails suivants: la vésicule séminale externe jeune a une

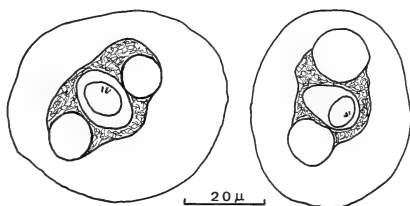


FIG. 7.

Sудариковина monodi (Joyeux et Baer, 1930). Œufs.

paroi épaisse et peut-être glandulaire, le vagin débouche dorsalement par rapport à la poche du cirre, le vitellogène est lobé (et non réniforme), les testicules sont situés très dorsalement par rapport à l'ovaire. Les œufs qui, d'après la description originale « ont un \varnothing de $11\ \mu$ et sont entourés d'un petit appareil pyriforme rudimentaire » ne sont malheureusement pas du tout mûrs.

6 b. *Sудариковина*, gen. em.

SPASSKY a créé en 1951 le sous-genre *Sудариковина* du genre *Aprostataandrya* (Kirschenblatt, 1938) pour y placer *Andrya monodi* Joyeux et Baer, 1930 et *Andrya africana* Baer, 1933. L'auteur russe se fondait sur la disposition des testicules en demi-cercle postérieurement ou postérieurement et aporalement par rapport aux organes femelles, ces derniers étant quelque peu éloignés du bord postérieur du proglottis. Les deux espèces connues étaient parasites de Rongeurs africains.

La découverte d'une nouvelle espèce de ce groupe également chez un Rongeur de la zone éthiopienne, la mise en évidence de caractères qui s'éloignent de ceux du genre *Aprostataandrya* (vagin débouchant au-dessus de la poche du cirre, testicules surtout en arrière des organes femelles, ovaire central, structure particulière du scolex, de la vésicule séminale externe et des œufs chez les deux espèces qui

ont permis une étude complète) nous incitent à élever au rang de genre le sous-genre *Sudarikovina* Spassky, 1951 en complétant sa diagnose comme suit:

Anoplocephalinae à ovaire central et testicules disposés surtout en arrière des organes femelles, pouvant les entourer presque totalement. Scolex muni d'une cavité apicale en communication avec l'extérieur au sommet du scolex. Vagin débouchant dorsalement par rapport à la poche du cirre. Conduits génitaux passant en dessus des canaux excréteurs. Utérus réticulé persistant. Œufs sans appareil pyriforme, contenant un grand embryophore.

Espèce type: *Sudarikovina monodi* (Joyeux et Baer, 1930). Synonymes: *Andrya monodi* Joyeux et Baer, 1930; *Aprostataandrya* (*Sudarikovina*) *monodi* (Joyeux et Baer, 1930) Spassky, 1951.

Autre espèce: *Sudarikovina taterae* Hunkeler.

La position systématique de *Andrya africana* Baer, 1933 (synonyme: *Aprostataandrya* (*Sudarikovina*) *africana* (Baer, 1933) Spassky, 1951) restera incertaine tant que de nouveaux spécimens mûrs et munis de leur scolex n'auront pas été retrouvés, mais il y a de fortes chances pour que ce Ver doive être rattaché au genre *Sudarikovina*.

Parmi les espèces africaines proches, *Andrya gundii* (Joyeux, 1923), parasite de *Ctenodactylus gundi* Pall. est un *Andrya* typique, avec une prostate, un vagin débouchant en arrière de la poche du cirre et des œufs munis d'un appareil pyriforme.

Hymenandrya aegyptica Mickhail et Fahmy, 1968 parasite *Psammomys obesus obesus* Cretzschmar en Egypte. Cette espèce se différencie de *Sudarikovina taterae* par son scolex sans appareil apical, le petit nombre de testicules (8 à 12) et des œufs contenant une masse de matériaux à chaque pôle de l'embryophore. L'attribution de cette espèce au genre *Hymenandrya* Smith, 1954 nous paraît quelque peu douteuse. Ce genre était caractérisé par son auteur par un petit nombre de testicules et des œufs munis de 2 filaments polaires. Ce dernier caractère manque chez *H. aegyptica*. Selon la conception de MIKHAIL et FAHMY (1968b), le genre *Hymenandrya* ne se distingue plus que par son petit nombre de testicules et réunit une espèce parasite de *Thomomys talpoides*, Rongeur de la super-famille uniquement nord et centre-américaine des Geomyoidea et un parasite de *Psammomys* qui appartient à la sous-famille des Gerbillinae que l'on ne trouve qu'en Afrique et en Asie sud-occidentale. Nous ne serions pas étonné que les Vers décrits par MIKHAIL et FAHMY aient plus d'affinités avec le genre *Sudarikovina* qu'avec le genre *Hymenandrya*. Un cotype d'*H. aegyptica*, aimablement prêté par le Dr. Mikhail, ne nous a malheureusement pas permis, vu son état macéré, d'arriver à des conclusions valables.

B. FAMILLE DAVAINIIDAE Fuhrmann, 1907

1. *Inermicapsifer congolensis* Mahon, 1954

Hôtes et localités: chez *Cricetomys emini* Wroughton à Adiopodoumé (4/7) et Yapo (1/1); chez *Cricetomys gambianus* Waterhouse à Fétékro (1/1) et Lamto (1/1).

Intensité d'infestation: parfois 1 à 6, mais le plus souvent de nombreux Vers.

Répartition: Congo-Kinshasa chez *Cricetomys gambianus* (MAHON, 1954; BAER et FAIN, 1955). Rhodésie, chez *Cricetomys gambianus adventor* Thomas et Wroughton (METTRICK, 1962).

Description: les plus longs fragments atteignent 200 mm de long et 5 mm de large, mais, lors de fortes infestations, les Vers ne dépassent pas 120 mm de long et 3 mm de large. Scolex: 500-735 μ de \varnothing , ventouses: 170-244 μ de \varnothing .

Poche du cirre: 120-200 \times 36-50 μ . 50 à 90 testicules disposés en un groupe aporal et un groupe poral réunis par quelques testicules isolés. Ovaire et vitellogène placés tout à fait du côté poral du proglottis (entre le 1/4 et le 1/3 de la largeur). La vagin a une paroi épaisse et est entouré de cellules très chromophiles dans sa partie parallèle à la poche du cirre et légèrement au-delà. 58 à 90 capsules ovifères par proglottis, chacune contenant 5 à 8 œufs.

Discussion: la disposition des testicules diffère légèrement de celle du matériel original de Mahon où ils sont répartis uniformément tout le long du proglottis avec une légère accumulation du côté antiporal et ressemble à celle qu'indique METTRICK (1962) pour son matériel de Rhodésie.

2. *Inermicapsifer madagascariensis* (Davaine, 1870)

Hôtes et localités: chez *Arvicanthis niloticus* Desmaret à Niangoloko (1/7); chez *Dasymys incommutatus rufulus* Miller à Mopoyem (1/20), Goboupleu (1/1), Kafiné (4/5), Komosso (1/6); chez *Lemniscomys striatus striatus* L. à Lamto (18/21), Fétékro (3/10), Kafiné (1/8), Ehania (2/3), Taï (1/1); chez *Lemniscomys griselda linulus* (Thomas) à Fétékro (4/6); chez *Lemniscomys barbarus nigeriae* (Thomas) à Fétékro (1/1); chez *Lemniscomys* sp. à Kafiné (1/1) et Fétékro (3/6); chez *Malacomys edwardsi* Rochebrune à Goboupleu (1/5); chez *Myomys lowei* Hayman à Fétékro (2/8), Komosso (1/3), Tiegbé (1/1); (chez *Oenomys hypoxanthus ornatus* Thomas à Goboupleu, 1/2, Vers immatures).

* Hôtes nouveaux.

Répartition: cette espèce a déjà été trouvée chez plus de 20 espèces de Rongeurs dans toute la région éthiopienne. Trouvée également chez l'homme en Afrique, à Cuba, à Madagascar, aux Comores et à la Réunion (voir BAILENGER et CARCENAC, 1970).

Synonymie: voir BAER (1956).

Intensité d'infestation: solitaire dans plus de la moitié des cas, quelquefois 2 à 5, rarement jusqu'à 12 Vers.

Description: longueur maximum: 70 mm, largeur maximum: 3 mm, rarement jusqu'à 5 mm. Scolex: 370-500 μ , ventouses: 150-180 μ . Poche du cirre: 85-130 \times 50-68 μ . 25 à 50 testicules disposés en un groupe poral et un groupe aporal plus réduit, parfois quelques testicules derrière l'ovaire dans les proglottis peu contractés. Ovaire et vitellogène médians ou légèrement poraux. Ils se trouvent alors entre le milieu et les 2/5 de la largeur du proglottis. 25 à 100 capsules ovifères par segment, chacune contenant de 6 à 16 œufs.

3. *Railletina* (R.) *baeri* Meggitt et Subramanian, 1927

Synonymes: *Davainea celebensis* Janicki, 1902, *sensu* Southwell, 1921 *Railletina* (R.) *celebensis* (Janicki, 1902), *sensu* Joyeux et Baer, 1927 *Railletina* (R.) *madagascariensis* (Davaine, 1870), *sensu* Southwell et Lake, 1939.

Hôtes: *Dasymys incomtus rufulus* Miller, *Dephomys defua* (Miller), *Hybomys trivirgatus trivirgatus* (Temminck), *Hylomyscus* sp., *Mus* (*Leggada*) *setulosus* Peters, *Mus* (*Leggada*) *musculoides* Temminck, *Lemniscomys striatus striatus* L., *Malacomys edwardsi* Rochebrune, *Mastomys erythroleucus* Temminck, *Mastomys* sp. « de maison », (*Oenomys hypoxanthus ornatus* Thomas, Vers immatures), *Praomys tullbergi* (Thomas), *Uranomys ruddi* Dollman.

Localités: dans toute la Côte-d'Ivoire (voir tableau 2).

Intensité d'infestation: voir fig. 8.

Répartition: Ghana, chez *Rattus rattus* (L.) (SOUTHWELL, 1921). Dahomey, chez *Mastomys coucha* (A. Smith) (JOYEUX ET BAER, 1927). Nigeria, chez *Mastomys erythroleucus* Temminck, *Praomys tullbergi* Thomas, *Malacomys edwardsi* Rochebrune (JOYEUX et BAER, 1930b).

Congo-Kinshasa, chez *Mastomys coucha* (A. Smith) (BAYLIS, 1939; SOUTHWELL ET LAKE, 1939), *Mastomys coucha ugandae* de Winton et *M. c. fuscus* Bocage (MAHON, 1954), *Aethomys valambae pedester* Thomas et *Dasymys bentleyae* Thomas (BAER, 1959).

Centrafrique, chez *Praomys jacksoni* (de Winton) et *Mastomys* sp. (QUENTIN, 1964). Libéria, chez *Rattus rattus* (L) et « *Mus* sp. » (HILMY, 1936).

TABLEAU 2

	<i>Dasyms incomtus</i>	<i>Daphomys defua</i>	<i>Hybomys trivirgatus</i>	<i>Holo- myscus</i> spp.	<i>Leggada</i> spp.	<i>Lemnis- comys</i> striatus	<i>Mala- comys</i> edwardsi	<i>Mastomys</i> erythro- leucus	<i>Mastomys</i> (« de maison »)	<i>Oenomys</i> hypo- xanthus	<i>Praomys</i> tulbergi	<i>Uranomys</i> ruddi
ADIOPODOUMÉ	—	1/1	0/9	0/10	8/35	0/1	—	7/20	—	—	10/12	—
ANGUÉDÉDOU	—	1/1	1/1	—	—	—	—	—	—	—	4/6	—
BAKANOU	—	—	—	—	—	—	1/1	—	—	—	2/7	—
BANCO	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1	—
BÉNOUFLA	—	—	—	—	0/1	—	—	—	—	—	1/1	—
BLÉKOUM	—	—	1/5	0/2	—	—	5/6	—	—	—	4/9	—
BOLO	—	—	0/2	—	0/1	0/1	2/2	1/1	—	—	2/2	—
DUEKOUÉ	—	—	—	—	1/11	—	—	2/4	—	—	0/1	—
EHANIA	—	—	0/4	—	0/1	0/3	2/2	—	1/3	—	6/9	—
FÉTÉKRO	0/2	—	—	—	0/10	0/10	—	0/1	—	—	1/8	0/1
GOBOUPEU	1/1	—	—	0/1	0/3	1/1	4/5	1/1	2/19	(1/2)	1/1	2/7
KAFINÉ	0/5	—	—	—	2/12	0/8	—	23/43	0/1	—	8/14	0/4
KOMOSSO	0/3	—	—	—	0/2	0/2	—	1/6	—	—	—	0/6
LAMTO	0/1	—	0/1	0/4	0/11	1/21	—	—	—	—	1/12	—
MATONGOUTINE	0/1	1/1	—	0/1	1/5	—	5/7	1/2	—	—	—	1/70
MOPOYEM	12/20	—	—	1/1	0/5	1/24	0/1	2/5	—	—	—	0/2
TAÏ	—	—	—	—	2/12	0/1	0/1	1/10	0/1	—	—	—
TIEGBÉ	1/13	—	—	—	0/1	0/1	—	—	—	—	6/13	—
YAPO	—	—	1/4	—	—	0/1	4/6	—	—	—	—	—

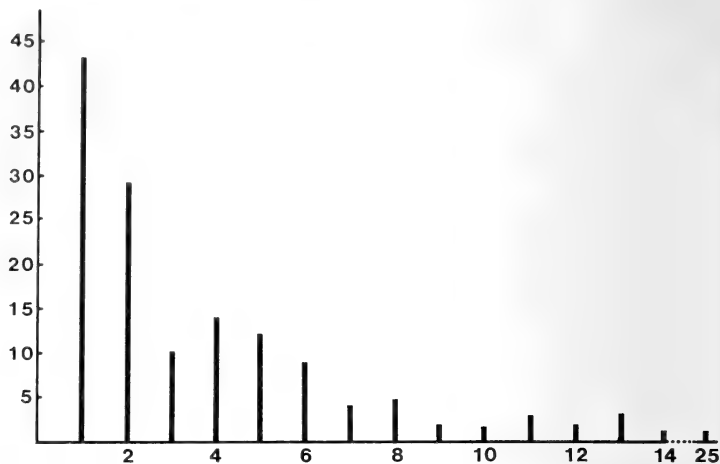


FIG. 8.

Raillietina (R.) baeri Meggitt et Subramanian, 1927.

Nombre de Cestodes par hôte.

En abscisse, le nombre de Cestodes, en ordonnée, le nombre d'hôtes.

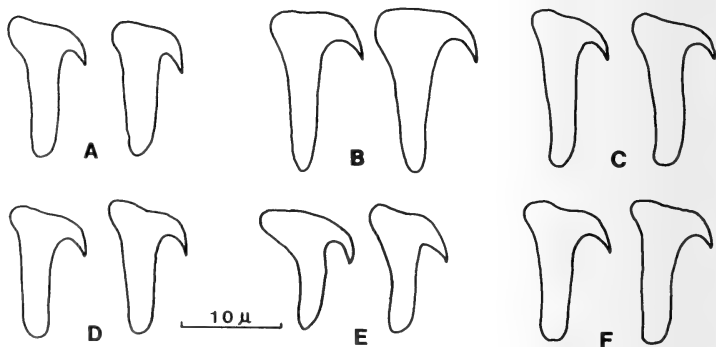


FIG. 9.

Raillietina (R.) baeri Meggitt et Subramanian, 1927. Crochets.

A: Chez *Dephomys defua* à Matongouine. B et C: Chez *Mastomys erythroleucus* à Adiopodoumé.

D: Chez *Praomys tullbergi* à l'Anguédédou. E: Chez *Malacomys longipes* à Yapo.

F: Chez *Praomys tullbergi* à Yapo.

Description: scolex: 270-480 μ de \varnothing , ventouses: 95-220 μ , armées de petites épines. 45 à 82 crochets de 11,5-17,5 μ , disposés en une seule couronne (Fig. 9). 20 à 40 testicules. Poche du cirre: 73-130 \times 37-62 μ . 25 à 66 capsules par proglottis, contenant chacune de 4 à 12 œufs. Les autres caractères sont conformes à ceux qu'indique QUENTIN (1964) dans sa description détaillée.

Discussion: QUENTIN (1964) insistait déjà sur la grande variabilité de *R. baeri*. Surpris tout de même par l'extrême amplitude de variation de notre matériel, nous avons tenté de distinguer plusieurs formes parmi les centaines de Vers que nous avons récoltés. Nous n'y sommes pas parvenu car chaque caractère semble varier isolément et les extrêmes restent toujours reliés par de nombreux intermédiaires. *Raillietina* (*R.*) *baeri* parasite donc 13 espèces de Murinae dans toute la Côte-d'Ivoire, mais ne dépasse pas les frontières de ce pays vers le nord.

Les autres *Raillietina* parasites de Rongeurs africains sont:

R. (R.) trapezoides (Janicki, 1904). MEGGIT ET SUBRAMANIAN (1927) ont créé l'espèce *R. (R.) kordofanensis* pour les Vers rattachés par KOFEND (1921) à *R. (R.) trapezoides* en se basant sur le fait que KOFEND indique 67 μ de long pour les crochets alors que ceux de *R. trapezoides* n'ont qu'environ 8 μ de long. Comme tous les autres caractères concordent et que Kofend n'attire pas l'attention sur une différence de taille des crochets, nous pensons qu'il s'agit d'un *lapsus calami* de l'auteur autrichien et proposons de placer *R. (R.) kordofanensis* Meggitt et Subramanian, 1927, parmi les synonymes de *R. (R.) trapezoides* (Janicki, 1904). D'autre part *R. (R.) namaquensis* Mettrick, 1962 est très proche de *D. (R.) trapezoides* et nous proposons la synonymie de ces 2 espèces. En effet, les caractères différentiels invoqués par METTRICK (190 à 200 crochets en 2 couronnes, poche du cirre longue de 140-150 μ , 8 à 11 testicules, 7 à 10 œufs par capsules, 40 mm de longueur totale) tombent si l'on tient compte de toutes les descriptions de *R. (R.) trapezoides* (ORTLEPP, 1940: 160 à 220 crochets, 5 à 9 œufs par capsules; QUENTIN, 1964: crochets en 2 couronnes, poche du cirre longue de 120-170 μ , 10 à 12 testicules; MEGGIT ET SUBRAMANIAN, 1927: 40-100 mm de long). Le genre *Raillietina* est en principe caractérisé par la disposition des crochets en 2 couronnes. Pourtant la disposition en une ou deux couronnes dans la même espèce est admise par BAER (1959) pour *R. (R.) baeri* et par QUENTIN (1964) pour *R. (R.) trapezoides*. Nous l'admettons en proposant la synonymie de *R. (R.) namaquensis* et de *R. (R.) trapezoides*. Mais il serait utile qu'une révision du genre *Raillietina* apporte plus de précision sur la validité de ce caractère qui est parfois peu apparent comme chez *R. (R.) bakeri* Chandler, 1942, parasite de Rongeurs nord-américains, chez qui les deux couronnes ne sont décalées que d'à peine 1/10 de la longueur des crochets.

Raillietina (*R.*) *mahonae* Baer et Fain, 1955 parasite *Thryonomys swinderianus* (Temminck) au Congo et *Otomys kempfi* Dollman dans le même pays (BAER, 1959).

R. (s.l.) thryonomysi Ortlepp, 1938, parasite *Thryonomys swinderianus* en Afrique du Sud. Cette espèce est très proche de *R. (R.) mahonae* mais la description originale, basée sur les Vers immatures, ne permet pas de décider d'une éventuelle mise en synonymie avant que du nouveau matériel ne soit récolté.

Le statut des 2 espèces du sous-genre *Paroniella* pourra être révisé lorsque de nouveaux matériaux auront été réunis:

R. (P.) blanchardi (Parona, 1898), décrit chez des *Rattus* de Sarawak, est signalé par JOYEUX ET BAER (1927) chez *Thryonomys swinderianus* (Temminck) au Congo. Il s'agit bien d'un *Paroniella*, mais l'état et la rareté du matériel original (1 seul Ver) ne nous permettent pas de lui donner un statut spécifique certain.

R. (P.) retractilis (Stiles, 1895) décrit chez *Sylvilagus* en Amérique du Nord est retrouvé par JOYEUX ET BAER (1927) au Dahomey chez *Rattus rattus* (L.). Comme cet hôte n'est pas significatif et que cette découverte est restée unique, rien ne permet de penser à la présence d'une deuxième espèce de *Paroniella* chez des Rongeurs africains.

C. FAMILLE DILEPIDIDAE Fuhrmann, 1907

1. *Anomotaenia heimi* Quentin, 1964

Hôte: *Lophuromys sikapusi sikapusi* Temminck

Localités: Adiopodoumé (2/4), Anguédédou (2/6), Mopoyem (7/32), Ehania (4/15),

Duékoué (1/6), Matongouine (1/7).

Intensité d'infestation: 1 à 2 Vers dans plus de 60% des cas, jamais plus de 10.

Répartition: Centrafrique (QUENTIN, 1964), chez *Lophuromys sikapusi sikapusi* Temminck.

Description: longueur: 40 mm, largeur: 2 mm. Musculature longitudinale très développée, formée d'environ 100 faisceaux. Proglottis adultes généralement plus larges que longs, mais à peu près carrés chez les rares Vers bien détendus. Proglottis gravides plus longs que larges. Les pores génitaux alternent irrégulièrement.

Scolex: 330-440 μ de large, 245-370 μ de long. Rostre: 100-130 \times 270-340 μ , dans une gaine de 120-160 \times 170-340 μ . 34 à 50 crochets longs de 46-62 μ , disposés en 2 couronnes (Fig. 10). Ils sont le plus souvent de taille presque identique mais la différence de longueur entre ceux de chaque couronne peut atteindre 10%. Ventouses: 120-160 μ de \varnothing .

Organes mâles: 47 à 64 testicules disposés en arrière des organes femelles. Poche du cirre: 135-190 \times 53-60 μ . Elle peut atteindre les vaisseaux excréteurs. Cirre armé. Canal déférent contourné dans la poche du cirre et en dehors de celle-ci.

Organes femelles: ovaire antérieur, très lobé. Il est légèrement poral dans les Vers contractés, de même que le vitellogène, situé derrière l'ovaire et également lobé. Réceptacle séminal entre l'ovaire et le vitellogène. Le vagin débouche avant et en dessus de la poche du cirre. L'utérus se compose de nombreux tubes étroits et allongés surtout transversalement. Ces tubes sont un peu anastomosés mais se terminent en cul de sac au bord du proglottis. L'utérus plein d'œufs mûrs semble sacciforme. Œufs: $45-51 \times 38-42,5 \mu$. Oncosphères: $27-28 \times 21-23,5 \mu$. Crochets des oncosphères: $12,5-15 \mu$.

Discussion: il y a très peu de différences entre cette description et la description originale de QUENTIN: le matériel de Centrafrique portait 36 à 38 crochets de

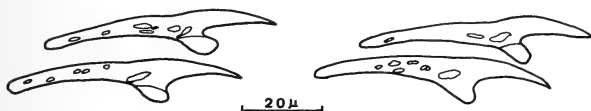


FIG. 10.

Anomotaenia heimi Quentin, 1964. Crochets.

$57-60 \mu$ et les crochets des 2 couronnes étaient de taille identique. La poche du cirre est à peine plus longue en Côte-d'Ivoire ($135-190 \mu$ contre $130-150 \mu$), mais elle peut atteindre les vaisseaux excréteurs, ce qui n'est jamais le cas en Centrafrique. Cela provient du fait que dans notre matériel les mamelons génitaux ne sont jamais aussi développés que dans le matériel de QUENTIN et que la poche du cirre ne peut jamais y être incluse. Nous avons vu une centaine de fibres musculaires longitudinales alors qu'il y en a environ 80 sur le matériel original.

2. *Anomotaenia steatomidis* Hunkeler, 1972

Hôte: *Steatomys* sp. (groupe *opimus*)

Localité-type: Lamto.

Matériel de description: très nombreux Vers provenant de 5 *Steatomys*.

Trouvé uniquement à Lamto (5/5).

Intensité d'infestation: de 3 à 150 Vers.

Description (fig. 11): longueur: 20-70 mm, largeur: 1-2 mm. Musculature faiblement développée, 120-140 faisceaux longitudinaux disposés sur une seule couche. Les conduits génitaux passent entre les conduits excréteurs. Ver très plat. Proglottis plus larges que longs, sauf les proglottis gravides qui sont parfois presque carrés. Les pores génitaux alternent régulièrement et peuvent être presque tous unilatéraux chez certains Vers (le pourcentage de pores alternant varie entre 2

et 50). Les atriums génitaux, profonds débouchent entre le tiers antérieur et le milieu du bord du proglottis.

Scolex: 305-400 μ de large, 205-270 μ de long. Gaine du rostre: 75-95 \times 170-195 μ , à paroi musclée, contenant un rostre inerme, réduit, non protractile. Devant le rostre existe une cavité en communication avec l'extérieur à l'apex du scolex par un canal contourné. La structure du rostre (fig. 12 B) indique que cette épée

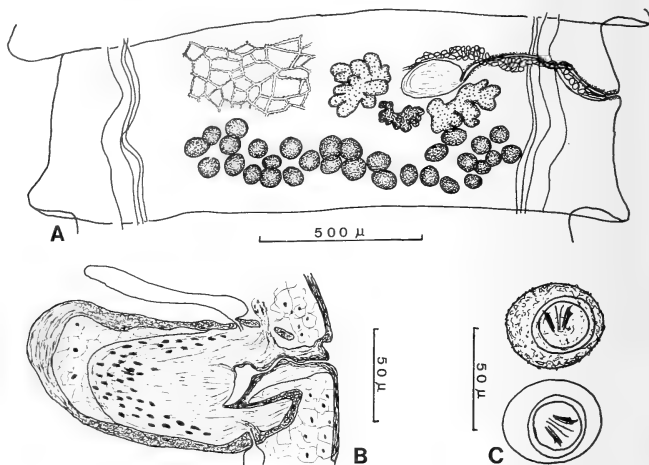


FIG. 11.

Anomotaenia steatomidis Hunkeler, 1972. A: Proglottis adulte. B: Coupe du rostre. C: Œufs.

dérive probablement d'une forme armée de crochets qui ont été perdus secondairement. Ventouses très légèrement ovalaires, \varnothing maximum: 120-135 μ .

Organes mâles: 27 à 40 testicules situés très en arrière du proglottis. Poche du cirre à paroi mince: 125-170 \times 42-53 μ . Cirre armé. Pas de vésicule séminale interne ni de vésicule séminale externe. Canal déférent extrêmement contourné tant à l'intérieur de la poche du cirre qu'en dehors de celle-ci.

Organes femelles: l'ovaire, poral, est à peine antérieur, ou médian. Il est très lobé et séparé en deux parties principales par le vitellogène, lobé, et le réceptacle séminal. Le vagin débouche au dessus ou à peine en avant de la poche du cirre. Il est droit ou peu contourné, à paroi épaisse entourée d'une couche de cellules chromophiles. Réceptacle séminal bien visible et arrondi lorsqu'il est vide. Il s'allonge et se distend sous la pression des spermatozoïdes. Utérus très

réticulé. Œufs à paroi externe un peu granuleuse: $46-54 \times 43-48 \mu$. Oncosphères: $26-29 \times 21-26 \mu$. Crochets des oncosphères: $13,5-16 \mu$.

Discussion: le nombre élevé de testicules, l'absence de vésicules séminales, un rostre probablement armé à l'origine et la topographie des organes génitaux permettent d'assigner cette forme à la famille des Dilepididae et à la sous-famille des Dilepidinae Fuhrmann, 1907.

D. FAMILLE HYMENOLEPIDIDAE Fuhrmann, 1907

1. *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819)

Hôtes et localités: chez *Rattus rattus* (L.) à Duékoué (4/6); chez *Mus* (*Leggada*) *sp.* à Mopoyem (2/5).

Répartition en Afrique:

Tanzanie, chez *Praomys jacksoni* (de Winton), *Rattus rattus* (L.), *Thamnomys surdaster* Thomas et Wroughton (BAYLIS, 1934).

Rhodésie, chez *Mastomys natalensis* (A. Smith), *Rattus rattus* (L.) (BAER, 1933).

Congo-Kinshasa, chez *Pelomys fallax* (Peters), *Rattus rattus* (L.), *Steatomys pratensis* Peters (SOUTHWELL ET LAKE, 1939).

Centrafrique, chez *Mastomys sp.*, *Praomys jacksoni* (de Winton), *Rattus rattus* (L.) (QUENTIN, 1964).

Somalie, chez *Mus musculus* L. (JOYEUX *et all.*, 1936).

Soudan, chez *Lemniscomys sp.* (MYERS *et all.*, 1960).

Guinée, chez *Arvicanthis barbarus pulchellus* Gray (JOYEUX ET BAER, 1927).

Algérie, chez *Mus musculus* L., var. *gentilis* Broust (JOYEUX & FOLEY, 1930).

Ces auteurs signalent *H. diminuta* chez *Meriones shawi shawi* Rozet, mais uniquement en captivité et jamais dans la nature.

2. *Hymenolepis pearsei* Joyeux et Baer, 1930

Synonyme: *Rodentolepis pearsei* (Joyeux et Baer, 1930) Spassky, 1954.

Hôtes et localités: chez *Hybomys trivirgatus trivirgatus* (Temminck) à Adiopodoumé (5/9), Yapo (3/3), Bolo (2/2), Ehania (4/4), Blékoum (4/5); chez *Malacomys edwardsi* Rochebrune à Yapo (1/6).

Intensité d'infestation: 1 à 13 Vers (moyenne: 5,40 en ne tenant pas compte d'une infestation exceptionnelle de 35 Vers, presque tous immatures).

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté sur des spécimens d'Adiopodoumé).

Répartition: Nigeria, chez *Hybomys univittatus* (Peters) (JOYEUX ET BAER, 1930) et chez *Malacomys edwardsi* Rochebrune (présent travail).

Description (fig. 12): longueur: 50-60 mm, largeur maximum: 4 mm. Musculature longitudinale en 2 couches de gros faisceaux, la couche externe très à l'intérieur du proglottis. Musculature transverse très développée. Système excréteur particulier: vaisseau dorsal non ramifié, vaisseau ventral donnant naissance à de nombreuses ramifications qui s'anastomosent pour former un réseau. Ceci est certainement une adaptation à la grande largeur du Ver. Le pore génital débouche vers le milieu du bord du proglottis.

Scolex: 380-500 μ de large, 245-300 μ de long. Rostre: 93-107 \times 122-150 μ , dans une gaine de 147-170 \times 230-280 μ . Le rostre est recouvert de villosités

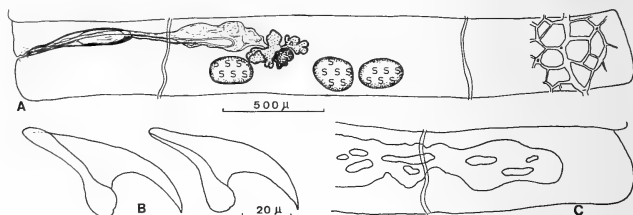


FIG. 12.

Hymenolepis pearsei Joyeux et Baer, 1930.

A: Proglottis adulte avec à droite une partie du réseau excréteur ventral. B: Crochets. C: Utérus.

atteignant une longueur de 9 μ . 9 à 12 crochets (moyenne: 10) de 61-79 μ de long (base: 42-53 μ). La garde est aplatie et creuse en dessous. Cet aplatissement se prolonge le long du manche et lui donne un aspect ailé. Ventouses: 122-160 μ de \varnothing .

Organes mâles: 3 testicules en ligne, 1 poral, 2 antiporaux, tous situés très en arrière du proglottis. Poche du cirre: 340-590 \times 64-100 μ . Vésicule séminale externe très allongée, entourée d'une couche de cellules chromophiles (glandulaires?). Cirre armé.

Organes femelles: Ovaire petit, très lobé, situé dans la partie porale du proglottis, au milieu de celui-ci. Vitellogène lobé, placé derrière l'ovaire ou en dessous de la partie postérieure de celui-ci. Vagin rectiligne, à paroi épaisse, entourée d'un manchon de cellules chromophiles dans sa partie distale, se dilatant brusquement dans sa partie proximale en large réceptacle séminal à paroi mince, souvent déformé par des paquets de spermatozoïdes. Utérus réticulé, devenant sacciforme sous la pression des œufs. Œufs presque ronds: 71-83 \times 68-76 μ . Oncosphères: 33-36 \times 28-32 μ . Crochets des oncosphères: 16-19 μ .

Discussion: cette espèce n'avait pas été retrouvée depuis sa description. Le matériel de Côte-d'Ivoire correspond parfaitement au matériel original du *Niegria* tant par les dimensions et l'anatomie que par les hôtes. L'utérus est également

réticulé dans le matériel type et nous avons retrouvé dans la collection Pearse, à côté d'*Hymenolepis pearsei* chez *Hybomys univittatus*, un Ver appartenant à la même espèce et provenant de *Malacomys edwardsi* Rochebrune.

En Côte-d'Ivoire, les crochets sont un peu plus grands dans l'Ouest (73-79 μ , base 49-53 μ à Bolo) que dans l'Est (61-72 μ , base 47-53 μ à Blékoum et Ehania).

3. *Hymenolepis petteri* Quentin, 1964

Hôte et localité: chez *Lophuromys sikapusi sikapusi* Temminck à Matongouine (1/7).

Répartition: Centrafrique, chez *Lophuromys sikapusi* Temminck.



FIG. 13.

Hymenolepis petteri Quentin, 1964. Crochets.

Description: longueur: environ 20 mm, largeur: 0,75 mm (Ver immature !). 60 à 70 faisceaux musculaires longitudinaux.

Scolex: 245 μ de large, 150 μ de long. Rostre: $82 \times 90 \mu$, dans une gaine de $133 \times 110 \mu$. Environ 500 crochets longs de 2-8 μ , réduits à la lame et au manche, certains réduits uniquement à la pointe de la lame (fig. 13). Ventouses: 68-77 μ .

Organes mâles: 3 testicules, 1 antiporal sur le côté de l'ovaire, 1 antiporal et 1 poral derrière l'ovaire. Poche du cirre: $120-145 \times 41-48 \mu$.

Organes femelles: ovaire et vitellogène très lobés. Utérus, au moins lorsqu'il est jeune, très lobé.

Discussion: quelques différences séparent cette description de la description originale: la taille du rostre (82-90 μ contre 110-160 μ en Centrafrique), celle des ventouses (68-77 μ contre 110-120 μ), le nombre de faisceaux musculaires (60-70, contre 40). Quant aux crochets, le type en avait 128, longs de 10 μ , mais nous avons pu voir sur de nouveaux matériaux de Centrafrique aimablement prêtés par le Dr Quentin, que *Hymenolepis petteri* pouvait avoir environ 250 à 350 crochets longs de 4-12 μ qui montrent les mêmes réductions de manche que le matériel ivoirien. Les crochets sont irrégulièrement disposés autour et au sommet du rostre. QUENTIN signale de fines spinules sur la surface du cirre. Il les a probablement vues sur des cirres évaginés car nous n'avons jamais pu les observer sur les cirres invaginés du matériel de Centrafrique et elles ont très bien pu nous échapper sur le matériel de Côte-d'Ivoire.

La principale différence entre le matériel ivoirien et celui de Centrafrique, soit le nombre et la taille des crochets (500 de 2-8 μ dans le premier cas, 128 à 350 de 4-12 μ dans le second) ne justifie pas à nos yeux la création d'une espèce nouvelle, surtout en ne la basant que sur 2 exemplaires immatures et sans avoir obtenu de matériel d'une région située entre les 2 pays.

4. *Hymenolepis steatomidis* Hunkeler, 1972

Hôte: *Steatomys* sp. (groupe *opimus*).

Localité-type: Lamto.

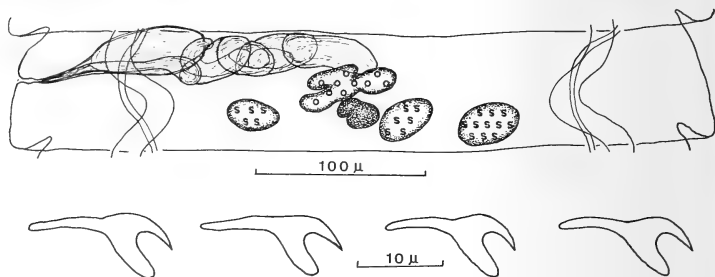


FIG. 14.

Hymenolepis steatomidis Hunkeler, 1972. Proglottis adulte et crochets.

Matériel de description: nombreux vers provenant de 4 *Steatomys*.

Trouvé chez *Steatomys* sp. à Lamto (4/5); chez *Uranomys ruddi* Dollman à Lamto (1/6); chez *Dasymys incommutatus rufulus* Miller à Tiegbé (1/13).

Intensité d'infestation: très forte dans la majorité des cas.

Description (Fig. 14): longueur: 15-35 mm, largeur: 0,3-1 mm. Le pore génital débouche au milieu du bord du proglottis.

Scolex: 150-200 μ de large, 122 μ de long. Rostre: 43-53 \times 43-65 μ . 22 à 32 crochets longs de 17-20 μ (base: 15,5-19 μ). Ventouses: 50-60 μ . de \varnothing .

Organes mâles: 3 testicules en ligne, situés très en arrière du proglottis. Un testicule poral, 2 antiporaux. Poche du cirre: 72-133 \times 26-31 μ . Cirre inerme. Vésicule séminale externe généralement étroite et contournée.

Organes femelles: ovaire petit, peu lobé. Vitellogène peu lobé ou entier. Réceptacle séminal long et contourné. Utérus peu lobé, devenant sacciforme sous la pression des œufs. Œufs: 47-49 \times 35-38 μ . Oncosphères: 22-24 \times 18 μ . Crochets des oncosphères: 12-13 μ . 5 à 6 filaments polaires à chaque pôle de l'embryophore.

Discussion: très proche d'*Hymenolepis fraterna* (Stiles, 1906), cette espèce ne s'en sépare guère que par le \varnothing du scolex (150-200 μ , contre 260-330 μ pour *H. fraterna* d'après BAER ET TENORA, 1970), la taille de la poche du cirre (73-133 μ contre 60-73 μ pour *H. fraterna*) et la taille des ventouses (50-60 μ contre 90-120 μ). Mais, si *H. nana* (von Siebold, 1852) a parfois été trouvé chez des enfants en Afrique (JOYEUX ET FOLEY, 1929), les découvertes d'*H. fraterna* au sud du Sahara sont rares. Ce ver n'a été décrit que chez *Rattus rattus* (L.) dans un port congolais (SOUTHWELL ET LAKE, 1939) et chez *Mus musculus* L. en Somalie (JOYEUX *et all.*, 1936). Comme de plus nous n'avons pas trouvé l'espèce décrite ici en Basse Côte-d'Ivoire, le long de la côte et près des ports, mais chez la plupart des *Steatomys* de Lamto relativement à l'intérieur des terres, nous préférons pour l'instant la considérer comme une espèce indépendante.

H. steatomidis ne se distingue de *H. manidis* Baer et Fain, 1955, parasite de *Manis gigantea* Illig. pratiquement que par l'hôte. Les testicules sont relativement beaucoup plus grands chez *H. manidis*, mais le matériel type est quelque peu macéré et il serait imprudent d'accorder trop d'importance à ce caractère. (Le \varnothing de la poche du cirre est de 23-28 μ chez *H. manidis* et non de 84 μ comme l'indique la description originale).

5. *Hymenolepis straminea* (Goeze, 1782)

Synonyme: *Hymenolepis microstoma* (Dujardin, 1845). On se rapportera à BAER et TENORA (1970) pour la discussion systématique de *H. straminea* et de *H. microstoma* ainsi que pour la liste complète des synonymes.

Hôtes et localités: chez *Mastomys erythroleucus* Temminck à Adiopodoumé (4-20), Mopoyem (1/14), Bolo (1/1), Duékoué (1/1); chez *Mastomys sp.* « de maison » à Kafiné (1/19), Fétékro (1/3); chez *Uranomys ruddi* Dollman à Tiegbé (1/2); chez *Mus musculoides* Temminck et *Mus setulosus* Peters à Adiopodoumé (14/35); chez *Arvicanthis niloticus* Desmaret à Goudel (7/7); chez *Dendromus melanotis* A. Smith à Fétékro (1/1).

Répartition: répandue surtout en Europe (DVORAK *et all.*, 1961, BAER et TENORA, 1970), cette espèce a déjà été signalée en Afrique dans les pays suivants:

Algérie, chez *Mus musculus* L., var. *gentilis* Broust (JOYEUX ET FOLEY, 1930). Ces auteurs signalent également *H. straminea* chez *Meriones shawi shawi* Rozet, mais uniquement en captivité et jamais dans la nature.

Rhodésie, chez *Mus (Leggada) minutoides* (Smith) (BAER, 1933).

Tanzanie, chez *Dendromus insignis* (Thomas), *Mastomys coucha* (A. Smith), *Praomys jacksoni* (de Winton) (BAYLIS, 1934).

Congo-Kinshasa, chez *Mastomys coucha* (A. Smith) (BAYLIS, 1939; MAHON, 1954), chez *Arvicanthis abyssinicus* Rüppel (MAHON, 1954).

Congo-Brazzaville, chez *Mastomys* sp. (QUENTIN, 1964).

Description: le tableau 3 indique les principales dimensions comparées à celles que donnent plusieurs auteurs. Les crochets de Vers provenant de quelques hôtes sont représentés sur la fig. 15.

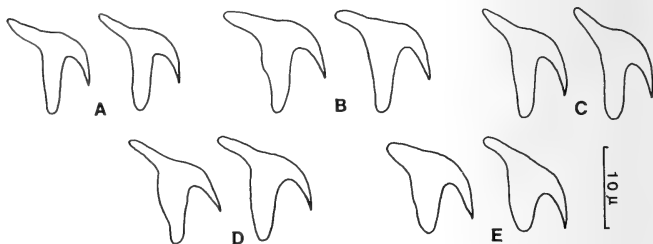


FIG. 15.

Hymenolepis straminea (Goeze, 1782). Crochets.

A: Chez *Mastomys erythroleucus* à Adiopodoumé. B: Chez *Mus setulosus* à Adiopodoumé.

C: Chez *Arvicanthis niloticus* à Goudel. D: Chez *Uranomys ruddi* à Tiegbé.

E: Chez *Dendromus melanotis* à Fétékro.

Discussion: Les Vers étaient fixés dans le cholédoque chez *Mastomys* et *Dendromus* alors qu'ils se trouvaient dans l'intestin des *Mus*, *Uranomys* et *Arvicanthis*. Pourtant BAER (1944) avait trouvé *H. straminea* dans les voies biliaires d'une *Leggada* de Rhodésie. On sait que l'endroit de fixation ne dépend pas seulement de la présence ou de l'absence d'une vésicule biliaire et que l'on trouve en Europe ce Cestode fixé dans l'intestin chez *Apodemus* spp et dans les voies biliaires de *Mus musculus* L. (VAUCHER ET HUNKELER, 1967). Nous avons sans difficulté infesté des *Tenebrio molitor* L. avec des œufs d'*H. straminea* provenant d'Adiopodoumé chez *Mus* spp. Des Ténébrions infestés envoyés en Europe ont permis à JENNI (non publié) de comparer cette souche africaine à une souche européenne. Il n'y a pas de différence dans le développement: les Vers des 2 provenances se développent parfaitement chez la souris de laboratoire (dans les voies biliaires) et chez le Hamster (dans l'intestin) et acceptent comme hôtes intermédiaires *Tenebrio molitor* L. et *Gryllus* sp.

TABLEAU 3

Auteur	BAER et TENORA (1970)	MAHON (1954)	Présent travail	Présent travail	Présent travail
Hôte	Divers	<i>Mastomys coucha</i> <i>Arvicanthus abyssinicus</i>	<i>Mastomys erythroleucus</i>	<i>Mus setulosus</i> <i>Mus minutoides</i>	<i>Arvicanthus niloticus</i>
Localité	Europe	Congo	Adiopodoumé	Adiopodoumé	Goudel (Niger)
Longueur / largeur	35-105 × 1,5-2,8 mm	90 × 2 mm	40-45 × 2 mm	50-100 × 2 mm	20-30 × 1,5 mm
Scolex, Ø	200-300 µ	274-328 µ	250-270 µ	270-320 µ	245 µ
Ventouses, Ø	70-90 µ	59-68 µ	92-97 µ	88-97 µ	73-87 µ
Crochets, nombre	19 à 28	18 à 25	27 à 30	25 à 27	21 à 24
Crochets, taille	11-15 µ	11-15 µ	12-14 µ	13-15 µ	13-15,5 µ
Poche du cirre	120-160 µ	144-180 × 54-58 µ	120-170 × 39-56 µ	133-200 × 43-53 µ	120-170 × 24-36 µ
Œufs	48-82 µ	61-72 µ	66-70 × 53-59 µ	71-82 × 47-50 µ	58-65 × 43-45 µ
Oncosphères	25-29 µ	36-40 µ	25-27 × 22-25 µ	27-30 × 22-23 µ	25-27 × 21-25 µ
Crochets des onc.	15-19 µ	11-15 µ	16-17 µ	15-17 µ	15-17 µ

6. *Hymenolepis uncinispinosa* Joyeux et Baer, 1930

Synonyme: *Rodentolepis uncinispinosa* (Joyeux et Baer, 1930) Spassky, 1954.

Hôtes et localités: chez *Hybomys trivirgatus trivirgatus* Temminck à Adiopodoumé (1/9), Bolo (1/2), Yapo (2/3); chez *Malacomys edwardsi* Rochebrune à Yapo (1/6).

Intensité d'infestation: de 2 à 5 Vers.

Répartition: Nigeria, chez *Hybomys univittatus* (Peters) et *Mastomys erythroleucus* Temminck (doute de l'auteur pour ce dernier hôte, voir plus loin) (JOYEUX ET BAER, 1930).

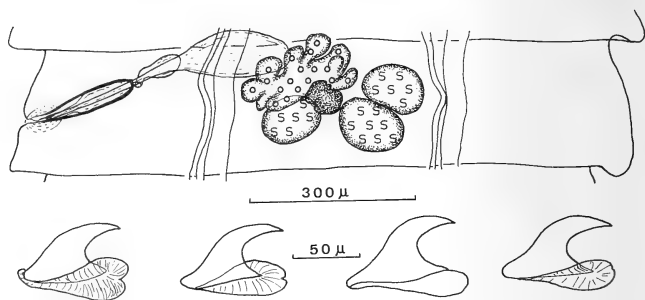


FIG. 16.

Hymenolepis uncinispinosa Joyeux et Baer, 1930.
Proglottis adulte et crochets.

Description (fig. 16): longueur: 40-50 mm, largeur maximum: 1 mm. Musculature très développée. 2 paires de vaisseaux excréteurs longitudinaux. Le pore génital débouche entre la moitié et le tiers postérieur du bord du proglottis.

Scolex: 300-400 μ de large, 220 μ de long. Rostre: 100 \times 88-100 μ , dans une gaine de 150 \times 200-220 μ . 9 à 12 crochets longs de 37-42 μ (base: 36-41 μ), en forme d'épines de rosier. Ventouses: 112-122 μ .

Organes mâles: 3 testicules disposés de façon variable derrière et sur les côtés de l'ovaire: le plus souvent 1 derrière, au milieu et 1 de chaque côté, ou 1 derrière, au milieu et les 2 autres plus ou moins obliquement contre le côté antiporal de l'ovaire. Poche du cirre: 170-220 \times 36-43 μ . Cirre armé.

Organes femelles: ovaire très lobé, situé très légèrement du côté poral du proglottis. Vitellogène lobé, placé derrière l'ovaire. Grand réceptacle séminal. Utérus réticulé, devenant sacciforme sous la pression des œufs. Œufs: 59-64 \times 48-53 μ . Oncosphères: 25-27 \times 21-22,5 μ . Crochets des oncosphères: 11-15 μ .

Discussion: décrite chez des Rongeurs du Nigeria, cette espèce n'avait pas encore été retrouvée. Si l'anatomie du matériel de Côte-d'Ivoire correspond parfaitement à celle du matériel-type (qui montre également un utérus réticulé), certaines dimensions diffèrent légèrement: les crochets des Vers décrits par JOYEUX ET BAER n'ont que 34μ de long (base 37μ) contre $37-42\mu$ pour ceux des Vers ivoiriens, la poche du cirre mesure $150 \times 20\mu$, contre $170-220 \times 36-43\mu$. Les oncosphères mesurent, d'après la description originale, $38 \times 23\mu$, mais après examen des types, nous pouvons préciser qu'il s'agit de $28 \times 23\mu$, ce qui correspond mieux à nos mesures. Ces différences restent toutefois trop faibles pour justifier la description d'une nouvelle espèce, surtout en l'absence de matériaux de l'Est de la Côte-d'Ivoire et du Ghana.

JOYEUX ET BAER indiquent également *Mastomys erythroleucus* comme hôte. Nous n'avons pas retrouvé le matériel original et ne pouvons dire s'il s'agissait peut-être d'un Ver immature (infestation accidentelle). En tout cas, nous n'avons jamais trouvé *H. uncinispinosa* chez cet hôte malgré les très nombreux *Mastomys* examinés en Côte-d'Ivoire.

7. *Hymenolepis uranomidis* Hunkeler, 1972

Hôte: *Uranomys ruddi* Dollman.

Localité-type: environs de Mopoyem.

Matériel de description: nombreux Cestodes.

Trouvé chez *Uranomys ruddi* Dollman à Mopoyem (50/70), Komosso (2/4); chez *Lemniscomys striatus striatus* L. à Mopoyem (2/24), Kafiné (2/8); chez *Mastomys erythroleucus* Temminck à Kafiné (2/43), Mogtedo (1/3); chez *Arvicanthis niloticus* Desmaret à Tiegbé (1/4), Niangoloko (3/7); chez *Dasymys incomtus rufulus* Miller à Tiegbé (1/13). Niangoloko (1/4).

Intensité d'infestation: solitaire dans environ 40% des cas, 2 à 3 dans 40% des cas et plus de 3 dans 20% des cas environ. On peut trouver jusqu'à 90 Vers; mais la plupart sont alors immatures.

Description (fig. 17): longueur: 80-105 mm, largeur: 1,5-4 mm, 2 paires de vaisseaux excréteurs longitudinaux, les ventraux réunis par un gros canal transverse à l'arrière de chaque proglottis. Musculature longitudinale en 2 couches. Les faisceaux musculaires sont plus nombreux sur la couche externe. Atrium génital débouchant entre le milieu et le tiers postérieur du bord du proglottis.

Scolex: large de $210-300\mu$, long de $160-280\mu$. Rostre inerme, rudimentaire, non protractile, un peu glandulaire (fig. 17 B), large de $50-60\mu$, long de $80-110\mu$. Ventouses: $97-116\mu$ de \varnothing .

Organes mâles: 2 testicules antiporaux, 1 poral, disposés en ligne ou en triangle. Dans ce dernier cas, le plus antiporal est plus antérieur que les autres

qui se trouvent très en arrière du proglottis. Les testicules dégénèrent bien avant que l'ovaire n'ait atteint sa maturité. Poche du cirre: $180-230 \times 35-64 \mu$, à paroi épaisse. Vésicule séminale externe allongée, entourée d'un épais manchon de cellules glandulaires (fig. 17 C) déjà très visible en préparation totale.

Organes femelles: ovaire petit, très lobé. Vagin s'élargissant en un long réceptacle séminal contourné. Utérus très lobé, souvent un peu réticulé, saciforme lorsque les œufs sont mûrs. Œufs: $43,5-47 \times 36-39 \mu$. L'enveloppe externe

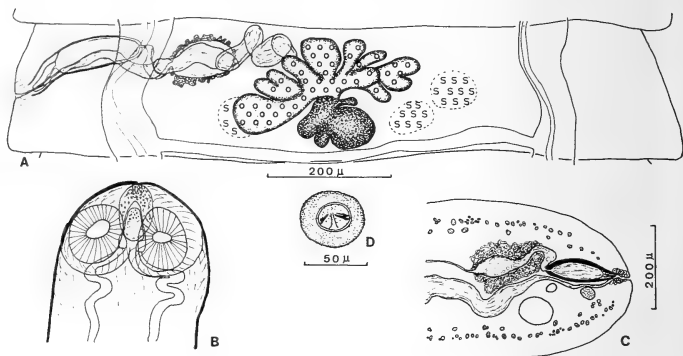


FIG. 17.

Hymenolepis uranomidis Hunkeler, 1972.

A: Proglottis adulte. B: Scolex.

C: Coupe transversale montrant les cellules glandulaires autour de la vésicule séminale externe.
D: Œuf.

est distinctement verruqueuse (fig. 17 D). Oncosphères: $25-28 \times 20-21 \mu$. Crochets des oncosphères: $13-14,5 \mu$.

Discussion: la présence d'un manchon de cellules glandulaires autour de la vésicule séminale externe est très rare dans le genre *Hymenolepis* et ne se trouverait guère à notre connaissance, mais beaucoup moins développée, que chez *H. pearsei* Joyeux et Baer, 1930. Mais on trouve des cellules très semblables autour du *sacculus accessorius* de *H. multiglandularis* Baczynska, 1914 et de *H. verschureni* Baer, 1959, 2 espèces parasites de Laridés en Afrique, (voir BAER, 1959).

Hymenolepis uranomidis Hunkeler se sépare de *H. diminuta* (Rudolphi, 1819) par la présence de cellules glandulaires autour de la vésicule séminale externe et par la dégénérescence rapide des testicules qui a lieu bien avant la maturité de l'ovaire. Ces 2 caractères ne sont toutefois pas toujours bien visibles sur des Vers très contractés.

E. FAMILLE TAENIIDAE Ludwig, 1886

1. *Taenia parva* Baer, 1926

Synonymes: *Taenia laticollis* Joyeux et Baer, 1930; *Multiceps macracantha* Clapham, 1942; *Hydatigena laticollis*, forme *parva* (Baer, 1926) Dollfus, 1962

Hôte et localité: chez *Mastomys erythroleucus* Temminck à Kafiné (3/43).

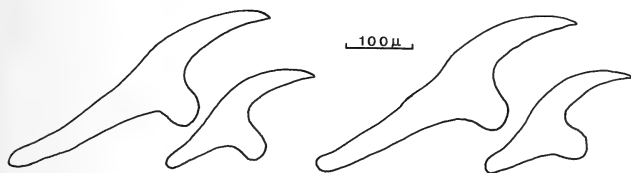


FIG. 18.

Taenia parva Baer, 1926. Crochets.

Répartition: Europe méridionale, Afrique (VERSTER, 1969).

Description: ces larves se trouvaient dans la cavité abdominale de l'hôte. Elles sont formées d'un scolex et d'un faux strobila pouvant atteindre une longueur de 18 mm et rattaché par sa base à la paroi interne d'un kyste irrégulier, large au maximum de 10 mm et long au maximum de 20 mm. Un kyste contient jusqu'à 7 scolex qui portent chacun 40 à 44 crochets disposés en 2 couronnes: l'une de crochets longs de 372-407 μ , l'autre de crochets longs de 230-250 μ (fig. 18).

Discussion: la larve de *Taenia parva* a déjà été trouvée chez plusieurs Rongeurs africains et chez un Rongeur du Sud de l'Europe (MAHON, 1954; VERSTER, 1969).

Il est intéressant de noter qu'à Kafiné aucun *Mastomys erythroleucus* n'était parasité en mars 1968 (24 spécimens examinés), en pleine saison sèche alors qu'en octobre 1969, soit juste après la saison de pluies, 3 *Mastomys* sur 18 hébergeaient des larves de *Taenia parva*.

IV. REMARQUES SUR LES GENRES DE CESTODES PARASITES DES RONGEURS AFRICAINS

1. Le genre *Paranoplocephala* Lühe, 1910

RAUSCH (1957) reconnaît 6 espèces de *Paranoplocephala* chez les Microtidae holarctiques. Parmi celles-ci *P. brevis* Kirschenblatt, 1938 a été signalé par son auteur également chez un Muridae (*Apodemus sylvaticus* (L.), hôte secondaire d'après KIRSCHENBLATT) et *P. variabilis* (Douthitt, 1915) chez un Geomyidae. Deux Cestodes sont spécifiques de leur hôte: *P. lemmi* Rausch, 1952 chez *Lemmus* et *P. neofibrini* Rausch, 1952 chez *Neofiber*.

P. transversaria (Krabbe, 1879) et *P. ryjikovi* Spassky, 1950 parasitent des Marmottes d'Eurasie. *P. mamillana* (Mehlis, 1831) se trouve chez le cheval partout dans le monde et *P. indicata* Sawada et Papasarathorn, 1966 chez le tapir de Malaisie. La position systématique de *Taenia globiceps* Diesing, 1856, parasite du tapir sud-américain, placé par BAER (1927) parmi les synonymes de *P. mamillana* et (conditionnellement) par SPASSKY (1951) dans le genre *Flabellokrjabinia* reste incertaine. *P. wimerosa* (Moniez, 1880) parasite les Leporidae d'Europe de l'Ouest et *P. forcipata* (Linstow, 1904) un Chinchillidae sud-américain: *Lagidium*.

En Afrique, les deux espèces connues de *Paranoplocephala* se trouvent uniquement chez des Muridae: *P. isomydis* (Setti, 1892) chez *Arvicanthis* en Ethiopie et chez *Oenomys* au Congo (MAHON, 1954), et *P. acanthocirrosa* Baer, 1924 chez *Otomys* en Afrique du Sud et au Congo, où il est représenté par la sous-espèce *kivuensis* Baer & Fain, 1955. D'après BAER (1949) il est très probable que « *Hymenolepis isomydis* » décrit par PARONA (1907) chez *Otomys irroratus* (Brants) en Ouganda se rapporte en réalité à *P. acanthocirrosa*.

Il apparaît que les *Paranoplocephala* sont adaptés à des hôtes surtout herbivores, ce qui s'explique si toutes les espèces ont, comme *P. mamillana*, des Oribatides comme hôtes intermédiaires. Particulièrement répandus chez les Microtidae holarctiques où il faut probablement chercher leur origine (RAUSCH, 1957, penche pour une origine paléarctique), ils ont atteint le sud des Etats-Unis chez *Neofiber* et le Pérou chez *Lagidium*. En Europe, ils se sont adaptés aux Sciuridae et Leporidae, en Asie aux Sciuridae et Tapiridae. Leur présence chez les Muridae africains reste difficile à expliquer. Ils restent, en Afrique, très localisés et rares quoique leur répartition géographique soit large. Les *Paranoplocephala* de la zone éthiopienne ont peut-être passé des Microtidae paléarctiques à des Muridae avant que ceux-ci n'envahissent l'Afrique à la fin du Tertiaire. Ces Cestodes sont ensuite restés cantonnés à quelques genres de Murinae et d'Otomyinae strictement herbivores et sont donc absents des zones de forêts.

2. Le genre *Bertiella* Stiles et Hassal, 1902

Si, en suivant BAER (1953), on restreint le genre *Bertiella* aux seuls parasites de Primates et d'Anomalures (auxquels ils faut ajouter un parasite de Lémurien malgache: *B. lemuriformis* Deblock et Capron, 1959), on trouve une espèce chez les Plathyrhiniens: *B. mucronata* (Meyner, 1895) et trois espèces chez les Catarrhiniens: *B. studeri* (Blanchard, 1891) en Afrique, Asie, aux Philippines (cette espèce parasite également l'homme); *B. hamadryadis* (Pierantoni, 1928) chez un *Papio* mort à Turin et provenant probablement d'Afrique ou d'Arabie; *B. congolensis* Baer et Fain, 1951, chez des Colobes du Congo et *B. douceti* Baer, 1953, chez des Anomalures de Côte-d'Ivoire. Le genre *Bertiella* a donc dû se différencier avant la séparation des deux grands groupes de singes, soit avant l'Oligocène.

Comme BAER (1953) le suggérait déjà, il est très probable que la présence d'une espèce du genre *Bertiella* chez des Anomalures soit due à un phénomène de capture récent, certainement à partir d'un ancêtre de *B. congolensis*. Cette espèce est en effet très proche de *B. douceti* et parasite *Colobus polykomos adolfi-friederici* Matschie et *C. p. angolensis* Sclat. Ces Colobes et les Anomalures partageant le même biotope dans les grands arbres, et la même nourriture (surtout feuilles et fleurs), avaient beaucoup de chances d'échanger leurs parasites. La structure très particulière du tractus digestif des grands singes folivores étant bien connue (HLADIK, 1968), il serait intéressant de voir s'il existe un rapprochement avec celle des Anomalures.

3. Le genre *Oochoristica* Lühe, 1898

Si l'on se réfère à la révision de DELLA SANTA (1956), il s'avère que les seuls *Oochoristica* parasites de Rongeurs sont: *O. symmetrica* (Baylis, 1927) chez *Rattus rattus* (L.) aux Indes, *O. dipi* (Parona) chez *Jaculus jaculus* (L.) en Lybie et *O. rodentium* (Joyeux, 1927) chez *Meriones shawi shawi* Rozet et *Mus musculus praetextus* Brants en Algérie. Plus récemment, MIKHAIL ET FAHMY (1968a) trouvent *O. symmetrica* (cité sous le nom de *Mathevotaenia ratti* Akhumian, 1946) chez *Mus musculus* en Egypte et décrivent dans ce même pays *Mathevotaenia* (= *Oochoristica*) *aegyptica* chez *Jaculus orientalis* Erxl. alors que MILLEMAN (1955) décrit *O. deserti* chez *Dipodomys* et *Citellus* en Californie.

Aucune espèce d'*Oochoristica* n'atteint donc le sud du Sahara chez des Rongeurs, bien que sept espèces parasitent des Reptiles de la zone éthiopienne. Dans cette zone se trouvent également *O. ichneumontis* Baer, 1924, chez *Herpestes* en Afrique du Sud, *O. herpestis* Kofend, 1917 chez le même hôte au Soudan et *O. voluta* (von Linstow, 1904) chez *Atelerix* au Nigeria. Cette dernière espèce se trouve également chez d'autres Erinaceidae et chez un Macroscelididae en Afrique du Sud, à Chypre et en Asie (DELLA SANTA, 1956).

On sait que les *Oochoristica* sont avant tout des parasites de Reptiles et qu'ils ont probablement passé secondairement chez des Mammifères. Il est intéressant de constater que tant dans le Nouveau Monde que dans l'Ancien, presque tous les représentants du genre qui parasitent des Rongeurs sont limités à des zones arides ou semi-arides. Nous pensons que dans ces régions les biotopes favorables sont rares et les Reptiles, Rongeurs et Insectes (hôtes intermédiaires) y sont concentrés. Cette promiscuité peut donc faciliter un échange de parasites. Mais cette hypothèse ne s'applique évidemment pas aux nombreux *Oochoristica* parasites d'autres Mammifères (Marsupiaux, Cheiroptères, Primates, Carnivores, Insectivores, Edentés).

4. Le genre *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946

Nous renvoyons le lecteur aux travaux remarquables de QUENTIN (1971a, 1971b) qui propose une hypothèse de l'évolution de la sous-famille des Catenotaeniinae Spassky, 1946. L'origine de cette sous-famille serait à rechercher chez les Sciuridae holarctiques. Les formes primitives (*Catenotaenia*) sont aujourd'hui essentiellement réparties chez les Sciuridae holarctiques et éthiopiens, alors que les formes les plus évoluées (*Skrjabinotaenia*) sont parasites de Muridae et de Cricetidae surtout africains.

S. occidentalis Hunkeler, 1972 se place auprès de *S. lucida* (Ortlepp, 1962), dans le rameau évolutif des parasites de Muridae africains qui tendent vers une réduction du strobila en conservant une forme normale (alors que l'autre lignée évolutive tend à une bipartition du strobila).

La sous-espèce *praomidis* de *S. occidentalis* évolue vers l'adaptation à un nouvel hôte et un nouvel habitat: le canal pancréatique de *Praomys tullbergi* (Thomas). C'est le seul *Skrjabinotaenia* à localisation extra-intestinale. La sous-espèce typique, *S.o. occidentalis* est strictement limitée au genre *Mastomys* et avant tout à *M. erythroleucus* Temminck. Le taux de parasitisme plus faible de *M. sp.* « de maison » a probablement une cause écologique: cette espèce anthropophile restant plutôt confinée aux villages.

Nous n'avons pas trouvé de *Skrjabinotaenia* au nord de la Côte-d'Ivoire (Haute-Volta) et aucun représentant du groupe de *Skrjabinotaenia* à strobila scindé longitudinalement.

5. Les genres *Andrya* Railliet, 1893 et *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938

Les *Andrya*, pourvus d'une prostate parasitent des Microtidae de l'Ouest asiatique (*A. montana* Kirschenblatt, 1941), des Microtidae et Sciuridae nord-américains (*A. primordialis* Douthitt, 1915), des Leporidae de l'ouest de l'Europe (*A. cuniculi* (Blanchard, 1891)), des Leporidae d'Europe, d'Asie et d'Afrique du

Nord (*A. rhopalocephala* (Riehm, 1881)). Une seule espèce se trouve chez un Rongeur africain: *A. gundii* (Joyeux, 1923) qui parasite *Ctenodactylus gundii* Pall. en Afrique du Nord. La présence de *A. gundii* chez cette espèce ne permet malheureusement pas d'émettre une quelconque hypothèse quant au rattachement de la famille des Ctenodactylidae, dont la position systématique est encore imprécise (ROSEVEAR, 1969), soit aux Myomorphes, soit aux Hystricomorphes. Ce Cestode peut en effet avoir été capturé soit chez des Microtidae asiatiques (à partir d'un ancêtre d'*A. montana*) soit plus récemment chez les Leporidae nords-africains (à partir d'un ancêtre d'*A. rhopalocephala*).

On trouve des représentants du genre *Aprostatandrya* chez des Microtidae (*A. macrocephala* (Douthitt, 1915), des Cricetidae (*A. neotomae* (Voge, 1946)) et des Sciuridae (*A. sciuri* (Rauxsch, 1947)) en Amérique du Nord mais uniquement chez des Microtidae (*A. caucasica* Kirschenblatt, 1938) en Europe. *A. dasymidis* (Hunkeler, 1972) est donc le seul parasite de Muridae et le seul parasite africain du genre.

6. Les genres **Sudarikovina** (Spassky, 1951) et **Hymenandrya** Smith, 1954

Le genre *Sudarikovina* comprend: *S. monodi* (Joyeux et Baer, 1930), parasite d'un Sciuridae (*Euxerus erythropus* (Desmaret) au Niger, *S. taterae* Hunkeler, 1972, parasite de Gerbillinae en Côte-d'Ivoire et en Haute-Volta et peut-être aussi *S. africana* (Baer, 1933), connu par un type unique et incomplet, parasite d'un Gerbillinae de Rhodésie. C'est donc un genre aujourd'hui purement africain, mais parasite d'hôtes qui ne sont pas autochtones à ce continent. Sa présence à la fois chez un écureuil terrestre et chez des gerbilles n'est pas étonnante puisque ces Rongeurs partagent les mêmes biotopes de savane. Nous ne pouvons malheureusement pas distinguer l'espèce la plus primitive et savoir quelle est la famille d'hôtes originelle.

Il vaudrait la peine d'étudier plus en détail la forme décrite par MIKHAIL et FAHMY (1968b) chez un Gerbillidae égyptien et nommée *Hymenandrya aegyptica* pour préciser ses affinités. Il se pourrait que cette espèce soit plus proche du genre *Sudarikovina* que du genre nord-américain *Hymenandrya*. L'examen d'un cotype, quelque peu macéré, ne nous a pas permis d'arriver à des conclusions certaines.

7. Le genre **Fuhrmannella** Baer, 1925

L'espèce monotypique *Fuhrmannella transvaalensis* Baer, 1925 parasite *Thryonomys* en Afrique du Sud et en Ouganda (BAYLIS, 1935).

8. Le genre *Inermicapsifer* Janicki, 1910

Ce genre parasite avant tout les Hyracoïdes chez qui il est représenté par 11 espèces endémiques (BAER, 1957; VOELKER, 1960). Parmi ces 11 espèces, 10 sont uniquement éthiopiennes et une (*I. sinaitica* (Bischoff, 1912)) atteint la péninsule du Sinaï, seule région, avec les bords du golfe Persique, où l'on trouve aujourd'hui des Damans hors d'Afrique.

I. leporis Ortlepp, 1938 se trouve chez *Lepus capensis vernayi* Roberts en Afrique du Sud. *I. rhodesiensis* Mettrick, 1959 parasite *Manis temmincki* (Smuts) en Rhodésie. METTRICK (1961) signale *I. sp.* chez un *Lycaon*, mais la découverte d'un seul Ver chez un Carnivore peut être accidentelle.

Les quatre autres espèces du genre parasitent des Rongeurs africains: *I. aberratus* Baer, 1924 un Murinae d'Afrique du Sud; *I. guineensis* (Graham, 1908) des Murinae et Cricetomyinae dans toute la région éthiopienne, de même que *I. madagascariensis* (Davaine, 1870) qui parasite en plus des Bathyergidae: *Cryptomys* au Congo (BAER et FAIN, 1955, qui ne sont pas tout à fait sûrs de leur détermination basée sur des Vers sans scolex), *Heliophobius* au Kenya (BAYLIS, 1949), un Dendromurinae: *Steatomys* en Rhodésie (BAER, 1933), un Gerbillinae: *Tatera* au Nigeria (JOYEUX et BAER, 1930). *I. madagascariensis* est également un parasite de l'homme qui l'a transporté hors d'Afrique (BAILENGER et CARCENAC, 1970). *I. congolensis* Mahon, 1954 n'a été trouvé que chez *Cricetomys* au Congo (description originale et BAER et FAIN, 1955), en Rhodésie (METTRICK, 1962) et en Côte-d'Ivoire. Il a pu être confondu avec *I. guineensis* avant sa description par MAHON, mais en Côte-d'Ivoire, nous avons toujours trouvé *I. congolensis* strictement lié à *Cricetomys*.

La répartition presque uniquement éthiopienne du genre *Inermicapsifer*, sa présence surtout chez les Hyracoïdes, ordre presque en totalité africain, indique qu'il faut chercher là l'origine d'un groupe qui s'est ensuite adapté en particulier aux Rongeurs lorsque ceux-ci gagnèrent l'Afrique. Les découvertes d'*I. madagascariensis* chez des Bathyergidae, famille probablement autochtone (LAVOCAT, in: BISHOP et CLARK, 1967) sont trop rares pour permettre de dire si ceux-ci se sont infestés les premiers ou secondairement.

Rappelons que le genre le plus proche d'*Inermicapsifer* est le genre *Thysanotaenia* Beddard dont le seul représentant, *T. lemuris* Beddard, 1911 parasite des Lémuriens malgaches (DEBLOCK et DIAOURÉ, 1962).

9. Le genre *Raillietina* Fuhrmann, 1920

Nous limiterons nos remarques sur ce genre qui comprend de très nombreuses espèces répandues avant tout chez les Oiseaux aux seuls parasites de Rongeurs africains. Pour la discussion critique de ces espèces, on se rapportera au chapitre consacré plus haut à *Raillietina* (*R.*) *baeri* (p. 839).

R. (R.) baeri Meggitt et Subramanian, 1927 est limité à l'Afrique occidentale et au Congo. Il parasite treize genres et dix-huit espèces de Murinae (nous l'avons trouvé deux fois, immature et certainement égaré chez *Crocidura flavescens spurelli* Thomas en Côte-d'Ivoire). *R. baeri* présente une variabilité exceptionnelle de ses caractères et il est possible que cette grande plasticité morphologique soit en rapport avec le large éventail des hôtes. Précisons cependant qu'en Côte-d'Ivoire cette espèce ne parasite fortement que quatre genres de Rongeurs: *Praomys*, *Mastomys*, *Malacomys* et *Dephomys*.

R. (R.) trapezoides (Janicki, 1904) parasite cinq genres de Murinae et deux genres de Gerbillinae. Il est répandu dans toute l'Afrique: Afrique du Sud (HUNGERBÜHLER, 1910; ORTLEPP, 1940), Rhodésie (METTRICK, 1962, *sub nom. R. namaquensis*), Congo-Kinshasa (SOUTHWELL et LAKE, 1939), Centrafrique (QUENTIN, 1964), Nigeria (JOYEUX et BAER, 1930), sud du Soudan (KOFEND, 1921), sud de l'Algérie (JOYEUX et FOLEY, 1930), Egypte (JANICKI, 1904). L'adaptation de cette espèce aux Gerbillinae, qui lui a facilité l'accès aux régions sèches, a dû lui permettre cette vaste répartition.

R. (s. l.) thryonomysi Ortlepp, 1938 parasite *Thryonomys* en Afrique du Sud alors que *R. (R.) mahonae* Baer et Fain, 1955 a été trouvé chez *Thryonomys* et chez *Otomys* au Congo-Kinshasa. Il existe chez *Thryonomys*, au moins au Dahomey, une espèce à préciser du sous-genre *Paroniella* (citée comme *R. (R.) blanchardi* (Parona, 1898) par JOYEUX et BAER, 1927).

10. Le genre *Anomotaenia* Cohn, 1900

Anomotaenia heimi Quentin, 1964 parasite uniquement *Lophuromys sikapusi* Temminck tant en Centrafrique qu'en Côte-d'Ivoire. Son origine tient probablement à une capture de Cestode d'Oiseaux puisque le genre *Anomotaenia* ne parasite que cette classe de Vertébrés, à l'exception de *A. telescopica* Barker et Andrews, 1915, trouvé une fois chez *Fiber zibethicus* L. en Amérique du Nord, et de *A. heimi*.

Anomotaenia steatomidis Hunkeler, 1972, parasite de *Steatomys* en Côte-d'Ivoire, est tout à fait isolé parmi les Cestodes de Rongeurs.

11. Le genre *Dilepis* Weinland, 1858

Dilepis dollfusi Quentin, 1964 est le seul *Dilepis* parasite de Rongeurs. Il a été décrit chez *Mastomys* et chez *Steatomys* en Centrafrique et a probablement la même origine que *Anomotaenia heimi*. Deux autres *Dilepis* africains: *D. sphaerocephala* (Rudolphi, 1819) et *D. megacirrosa* Ortlepp, 1940 se trouvent chez *Chrysochloris* (Insectivore) en Afrique du Sud mais sont morphologiquement très différents de *D. dollfusi*. *D. trichocephalus* Linstow, 1905, parasite de *Cercopithecus pyrrhonotus* Hemp. et Ehrenb. en Afrique de l'Ouest, est probablement, d'après

l'examen du type malheureusement très mal conservé, un *Bertiella* (BAER, comm. pers.).

12. Le genre *Hymenolepis* Weinland, 1858

Hymenolepis diminuta (Rudolphi, 1819) s'est répandu dans le monde entier, y compris l'Afrique, en compagnie de son hôte: le rat.

H. straminea (Goeze, 1782) parasite surtout la souris dans la région européenne. Il a été récemment introduit avec son hôte en Amérique et en Australie. En Afrique, il est adapté à de nombreux Rongeurs et montre une large répartition géographique. Son arrivée dans la région éthiopienne peut donc être très ancienne et il n'est pas *a priori* exclu qu'il ait pris naissance dans cette zone.

Si *H. nana* (von Siebold, 1852) a été trouvé plusieurs fois chez des enfants en Afrique, tant au nord qu'au sud du Sahara (JOYEUX et FOLEY, 1929), *H. fraterna* (Stiles, 1906) n'a été signalé que chez *Rattus rattus* (L.) et *Mus musculus* L. dans la région éthiopienne (SOUTHWELL et LAKE *et all.*, 1936), alors qu'il semble absent de l'Afrique du Nord (JOYEUX et FOLEY, 1929). Cela peut confirmer l'opinion de Joyeux, souvent adoptée (voir BAER et TENORA, 1970), qu'il s'agit de deux espèces différentes.

H. steatomidis Hunkeler, 1972 est très proche de *H. fraterna*, de même que *H. manidis* Baer et Fain, 1955 qui parasite un Pangolin et *H. vaucheri* Hunkeler, 1972 qui parasite une Crocidure, tous deux en Afrique. Avec de plus *H. nana* chez l'homme, on a tout un groupe de formes qui se sont adaptées à des hôtes très différents pratiquement sans évoluer morphologiquement. L'isolement de *H. vaucheri* parmi les parasites d'Insectivores et celui de *H. manidis* parmi les parasites de Pholidotes rend douteuse l'hypothèse d'une convergence de forme.

H. pearsei Joyeux et Baer, 1930 et *H. uncinispinosa* Joyeux et Baer, 1930 limités à l'Ouest africain, sont certainement originaires de la même souche. Ils parasitent *Hybomys* et *Malacomys*, deux rats qui partagent souvent les mêmes biotopes de forêt humide. *Hybomys*, beaucoup plus souvent parasité que *Malacomys* est probablement l'hôte originel de ces deux espèces. Nous n'avons pas trouvé ces parasites chez *Malacomys* dans les localités où *Hybomys* était absent.

H. globirostris Baer, 1925, a été décrit au Congo chez un rat indéterminé. BAER (1959) l'a retrouvé dans le même pays chez un potto (Lémurien) mais indique que l'hôte peut être accidentel (Vers non mûrs, hôte mort en captivité). *H. globirostris* appartient par son anatomie au même groupe que *H. pearsei* et *H. uncinispinosa* (ovaire très petit, situé au milieu de la longueur du proglottis, testicules derrière l'ovaire, crochets à garde aplatie et creuse en dessous, de même que le manche, cirre armé, et non inerme, comme le dit la description originale). Un parasite de Macroscelidae se rapproche indubitablement de ces formes: *H. petrodromi* Baer, 1933, décrit en Rhodésie chez *Petrodromus tetradactylus* Peters.

Il n'est pas exclu que l'origine de ce groupe d'Hymenolepididae se trouve chez les Macroscelides, famille uniquement africaine dès son origine. Une meilleure connaissance de la faune helminthologique de ces Insectivores permettrait de mieux discuter cette hypothèse.

H. petteri Quentin, 1964, spécifique de *Lophuromys sikapusi* Temminck tant en Centrafrique qu'en Côte-d'Ivoire montre déjà des différences accusées entre les spécimens trouvés dans ces deux territoires. Cette espèce à crochets très nombreux mais diversement réduits est totalement isolée dans le genre *Hymenolepis*.

Nous n'avons pas trouvé de proches parents d'*H. uranomidis* Hunkeler, 1972, espèce inerme caractérisée par l'abondance des cellules prostatiques autour de la vésicule séminale externe.

13. Le genre *Pseudandrya* Fuhrmann, 1943 ?

Pseudandrya straeleni Baer et Fain, 1955 a été décrit chez un *Tatera* sp. au Congo. Les trois autres espèces du genre (*P. monardi* Fuhrmann, 1943, *P. mkuzzi* Ortlepp, 1963 et *P. suricattae* (Ortlepp, 1938) parasitent des Viverridae, de sorte que BAER (1959) penche pour une erreur d'hôte à propos du *Tatera* congolais, d'autant plus que seuls un *Tatera* et une Mangouste ont été capturés dans la localité type de *P. straeleni*. Ce genre serait donc lié uniquement aux Viverridae africains. En tout cas *P. suricattae* (Ortlepp, 1938) a déjà été trouvé une dizaine de fois chez le même hôte (ORTLEPP, 1963).

V. RÉPARTITION DES CESTODES DE RONGEURS EN CÔTE-D'IVOIRE ET HAUTE-VOLTA

Nous distinguons quatre types de répartition:

A. La répartition d'un premier groupe de Cestodes se superpose à celle de l'hôte (hôte unique ou hôte principal). La répartition du Rongeur dicte donc celle du parasite. C'est le cas chez les espèces suivantes:

Bertiella douceti, qui est limité, avec les Anomalures, à la zone forestière et à la bordure de celle-ci.

Sudarikovina taterae, parasite de *Tatera* et de *Taterillus* se trouve dans toute la savane depuis la lisière forestière jusqu'en Haute-Volta, où les Gerbillinae dominent.

Skrjabinotaenia occidentalis occidentalis parasite *Mastomys erythroleucus* tant en savane que dans les friches et cultures de la zone forestière. Mais nous ne l'avons trouvé qu'une seule fois chez *Mastomys* sp. « de maison » qui habite plutôt les villages de la zone de savane.

Inermicapsifer congolensis occupe la forêt chez *Cricetomys emini* et la savane chez *C. gambianus*.

Anomotaenia heimi parasite *Lophuromys sikapusi* partout où ce Rongeur vit.

La répartition d'*Hymenolepis pearsei* et d'*H. uncinispinosa* suit celle de *Hybomys*, leur hôte principal qui habite avant tout les forêts de Basse Côte-d'Ivoire (*Malacomys*, hôte secondaire de ces Cestodes qu'il héberge beaucoup moins souvent que *Hybomys* n'était pas parasité dans le Nord-Ouest de la Côte-d'Ivoire, dans deux stations où *Hybomys* semblait absent).

Hymenolepis uranomidis se trouve uniquement en savane, comme son hôte principal (*Uranomys*). Il était toutefois absent des 6 *Uranomys* examinés à Lamto, quoiqu'on le retrouve au Nord et au Sud de cette station.

Pour *Hymenolepis straminea*, c'est également la répartition de quelques hôtes (*Mastomys*, *Mus*) qui intervient et entraîne une distribution vaste, mais n'atteignant jamais la grande forêt. Absent de Haute-Volta, ce Cestode se retrouve chez *Arvicanthis* sur les rives du Niger (Goudel) où la totalité de ces Rongeurs examinés était parasitée.

B. Une deuxième catégorie comprend un Cestode répandu en savane et dans les régions ouvertes de la zone forestière, chez de nombreux hôtes :

Inermicapsifer madagascariensis se trouve pratiquement partout et chez de très nombreux hôtes, sauf en pleine forêt. En zone forestière, il ne parasite que *Lemniscomys striatus* qui profite des éclaircies existantes. Une fois seulement, nous l'avons trouvé chez un Rongeur forestier : *Malacomys* à Goboupleu, dans une région de mosaïque forêt-savane. Dans le cas de ce Cestode, l'influence du biotope est certainement prépondérante. Elle agit d'une part sur l'hôte principal (*Lemniscomys* spp.) qui est peut-être nécessaire pour le maintien d'une population d'helminthes suffisante, et probablement d'autre part sur l'hôte intermédiaire sinon, à notre avis, une espèce aussi large dans le choix de ses hôtes définitifs que *Inermicapsifer madagascariensis* se serait également adaptée à des Rongeurs forestiers.

C. Une troisième catégorie comprend des espèces très localisées mais qui peuvent être abondantes dans la région où elles se trouvent.

Aprostotandrya dasymidis n'est connu que d'une seule station, au Nord de la Côte-d'Ivoire (Tiegbé) alors que de nombreux *Dasymys* ont été examinés ailleurs.

Skrjabinotaenia occidentalis praomidis ne parasite *Praomys* qu'en forêt-galerie alors que ce Rat vit surtout en grande forêt. Dans ce cas doivent intervenir d'une part la proximité de *Mastomys erythroleucus* qui héberge la sous-espèce typique (*Mastomys* et *Praomys* sont certainement plus proches aux lisières des

forêts-galeries qu'à celles des friches forestières; de plus *Mastomys* est plus souvent parasité en savane) et, d'autre part, il est possible que les Tyroglyphes, hôtes intermédiaires probables de tous les Catenotaeniinae soient rares en forêt.

Anomotaenia steatomidis n'a été trouvé qu'à Lamto, mais 6 *Steatomys* seulement ont été examinés ailleurs. Les fortes infestations trouvées à Lamto (jusqu'à 150 Vers dans un seul hôte) s'expliquent par le mode de vie de *Steatomys* qui habite un système de galeries dont il sort rarement et où il peut donc se réinfester facilement.

Nous n'avons récolté que deux spécimens de *Hymenolepis petteri* (dans l'ouest), malgré l'examen de 82 *Lophuromys*, hôte unique de ce Cestode, provenant de diverses stations.

Hymenolepis steatomidis, abondant surtout chez *Steatomys* à Lamto n'a été vu qu'une seule fois ailleurs (chez un *Dasymys* de Tiegbé).

Faute de connaître les cycles, il est difficile de savoir si les conditions nécessaires à la réalisation de ceux-ci ne sont complètement remplies que dans quelques endroits particuliers, ce qui expliquerait ces répartitions très limitées.

D. Une quatrième catégorie comprend une espèce parfaitement ubiquiste:

Raillietina (*R.*) *baeri* a été récolté dans absolument toutes les stations prospectées en Côte-d'Ivoire et chez de très nombreux hôtes. Son absence de Haute-Volta tient probablement au fait que ce Cestode n'est pas adapté aux Gerbillinae. La large répartition ivoirienne implique une parfaite adaptation à une grande variété d'hôtes définitifs et d'hôtes intermédiaires. Il est possible cependant que ces derniers soient peu nombreux, mais fréquents partout (comme peut-être des fourmis, hôtes intermédiaires de quelques *Raillietina* d'Oiseaux).

CONCLUSIONS

Les différences entre la faune helminthologique de la savane et celle de la forêt ne semblent dépendre dans la majorité des cas que de la répartition des Rongeurs-hôtes.

Une meilleure connaissance des cycles pourrait peut-être mettre en évidence une action du milieu au niveau de l'hôte intermédiaire. Mais cette action doit à notre avis rester limitée car les stades larvaires des Cestodes sont rarement, sinon jamais spécifiques d'une seule espèce d'Invertébré et il existe dans la plupart des groupes, d'Insectes en particulier, des représentants d'un même genre ou d'une même sous-famille en forêt et en savane, ce qui devrait permettre l'évolution des cycles dans les deux biotopes. L'influence de l'abondance respective de ces différents représentants selon le milieu ne doit toutefois pas être sous-estimée.

L'existence d'un hôte intermédiaire potentiel ne suffit pas à assurer celle d'un cycle si l'écologie de cet hôte ne s'y prête pas.

Une différence importante reste à signaler: celle qui sépare la répartition de certains Cestodes dans la savane côtière de Mopoyem (Dabou) et dans la savane de Lamto située à une centaine de km plus au nord, au niveau du contact forêt-savane. Une zone de forêt, aujourd'hui très dégradée, sépare ces deux régions. La végétation est la même aux deux endroits (savane guinéenne à rôniers), avec une plus grande richesse floristique à Lamto. *Inermicapsifer madagascariensis* parasitait 18 *Lemniscomys striatus* (sur 21) à Lamto mais aucun (sur 24) à Mopoyem où nous l'avons trouvé une seule fois chez *Dasymys*. *Hymenolepis uranomidis* parasitait 50 *Uranomys ruddi* à Mopoyem (sur 70) et 0 à Lamto (sur 6). Dans ce dernier cas la densité de l'hôte intervient peut-être (*Uranomys* représente le 55% des Rongeurs capturés à Mopoyem, le 18% à Lamto, le 0,5-2% plus au nord, BELLIER, 1968). Mais pour *Inermicapsifer madagascariensis* un autre facteur doit intervenir car, si la densité des *Lemniscomys* par rapport aux autres Rongeurs est plus faible à Mopoyem (environ 15%, chiffre tiré des données de BELLIER, 1965) qu'à Lamto (de 23 à 40%, BELLIER, 1967), les *Lemniscomys* piégés dans les éclaircies, en zone de forêt, étaient presque tous parasités alors que leur densité est certainement faible. AESCHLIMANN (1967) avait également remarqué une nette différence entre la faune d'ectoparasites (Ixodidae) de Mammifères des savanes préforestières et celle des savanes lagunaires.

VI. LA FAUNE DES CESTODES DE RONGEURS AFRICAINS CONCLUSIONS

On constate tout d'abord que certaines espèces sont largement répandues dans des hôtes très variés (par exemple certains *Raillietina* ou *Inermicapsifer*) alors que d'autres espèces sont rares ou très localisées, ou les deux à la fois (les *Paranoplocephala* en particulier). La rareté de certaines espèces de parasites implique qu'il faut manier les résultats de recherches helminthologiques en zone éthiopienne avec une grande prudence car de nombreux travaux sont basés sur peu d'autopsies et donnent une idée très fragmentaire de la faune d'une région. A cela s'ajoute le fait qu'il est impossible, d'après une enquête restreinte, de savoir si la découverte unique d'un Cestode chez un hôte nouveau est accidentelle ou si elle élargit le spectre connu de ses hôtes principaux. Trop souvent, les auteurs ne précisent pas si les Helminthes trouvés étaient mûrs, preuve de leur bonne adaptation à l'hôte en cause, ou s'ils étaient mal développés, signe possible d'une infestation accidentelle. Les considérations qui suivent sont donc surtout des hypothèses de travail et il faudra encore de nombreuses récoltes de parasites tant en Afrique qu'en Asie pour les infirmer ou les confirmer.

Une deuxième caractéristique de la faune des Helminthes de la zone éthiopienne réside dans la rareté des Cestodes typiques de Rongeurs autochtones (voir le tableau 4 qui regroupe les Cestodes d'après la ou les sous-familles d'hôtes qu'ils parasitent). On sait que quatre familles de Rongeurs sont uniquement africaines dès leur origine: les Pédétidés, les Anomaluridés, les Bathyergidés et les Thryonomidés. On ne connaît pas de Cestodes chez les Pédétidés. Les Anomalures ont acquis un *Bertiella* au contact des singes, ce genre étant surtout parasite de Primates, 2 Bathyergidés hébergent un *Inermicapsifer* répandu chez de nombreux autres Rongeurs, le genre lui-même étant d'abord parasite d'Hyracoides¹. Les Thryonomidés font exception puisque l'on trouve chez *Thryonomys* en Afrique du Sud et en Ouganda l'espèce et le genre monotypique *Fuhrmannella transvaalensis* Baer, 1925; de plus on connaît chez ce Rongeur trois autres Cestodes, mais tous n'ont été trouvés qu'une seule fois: *Raillietina thryonomysi*, R. (R.) *mahonae*, qui parasite également *Otomys*, et un représentant du sous-genre *Paroniella*. Ces découvertes sont donc trop fragmentaires pour permettre de tirer des conclusions valables quant aux *Raillietina* de *Thryonomys*.

Trois familles de Rongeurs d'Afrique ont une origine probablement asiatique. Les Sciuridés et les Cricetidés sont entrés en Afrique au début du Miocène alors que les Muridés arrivaient sur ce continent à la fin de cette période ou au début du Pliocène². Les Cricetidés ont longtemps dominé par l'abondance des formes, mais la forte poussée évolutive des Muridés dès leur arrivée tend à renverser la tendance si bien que, probablement vers le début du Quaternaire, ce sont eux qui dominent alors que les Cricetidés ont légèrement régressé. Dans tous les cas, lors de l'arrivée de ces trois familles en Afrique, il ne semble y avoir aucun Cestode typique de Rongeurs sur ce continent, à l'exception peut-être du genre *Fuhrmannella* qui ne s'est pas adapté à d'autres hôtes que *Thryonomys*. La faune helminthologique des immigrants a dû s'établir d'une part à partir des Cestodes qu'ils ont amenés avec eux et d'autre part grâce à des captures de parasites d'autres Vertébrés.

Parmi les formes introduites, citons les représentants du genre *Catenotaenia* dont les formes primitives se trouvent chez les Sciuridés paléarctiques (QUENTIN, 1971b). Les deux espèces africaines du genre sont limitées aux Sciuridés et sont probablement arrivées en Afrique avec leurs hôtes, au début du Miocène. Le genre proche *Skrjabinotaenia*, qui dérive de *Catenotaenia* et dont l'origine paraît holarctique (QUENTIN, *loc. cit.*) s'est extraordinairement diversifié chez Gerbillinés et les Murinés africains. Les affinités des *Sudarikovina* sont incertaines, mais leur répartition chez les Sciuridés et les Gerbillinés incite à penser qu'ils ont également

¹ On sait que *Bathyergus suillus* héberge en Afrique du Sud un genre de Nématode totalement isolé parmi les parasites de Rongeurs (DURETTE-DESSET, 1970).

² L'histoire des Rongeurs africains est résumée d'après les travaux de LAVOCAT (1967), LAVOCAT (in: BISHOP et CLARK, 1967), MISONNE (1969). Les idées de ces auteurs ont été récemment confirmées par l'étude de certains groupes de Nématodes (DURETTE-DESSET, 1971; QUENTIN, 1971b).

TABLEAU 4

Répartition des Cestodes chez les différentes familles ou sous-familles de Rongeurs africains.
(Données originales et bibliographiques. Les espèces sont regroupées selon les familles
ou sous-familles qu'elles parasitent à la fois. r. e. = région éthiopienne)

GERBILLINAE, CRICETOMYINAE, MURINAE, DENDROMURINAE, OTOMYINAE, BATHYERGIDAE	
<i>Inermicapsifer madagascariensis</i> (Davaine, 1870)	r. e.
GERBILLINAE, MURINAE, DENDROMURINAE	
<i>Hymenolepis diminuta</i> (Rudolphi, 1819)	(cosmopolite)
<i>Hymenolepis straminea</i> (Goeze, 1782)	Eurafrique
CRICETOMYINAE, MURINAE	
<i>Inermicapsifer guineensis</i> (Graham, 1908)	r. e.
GERBILLINAE, MURINAE	
<i>Oochoristica rodentium</i> (Joyeux, 1927)	Afrique du Nord
<i>Skrjabinotaenia gerbilli</i> (Wertheim, 1962)	r. e., Egypte, Israel
<i>Raillietina</i> (R.) <i>trapezoides</i> (Janicki, 1904)	r. e., Afrique du Nord, Egypte
<i>Hymenolepis fraterna</i> (Stiles, 1906)	(cosmopolite)
MURINAE, DENDROMURINAE	
<i>Skrjabinotaenia pauciproglottis</i> Quentin, 1965	r. e.
<i>Dilepis dollfusi</i> Quentin, 1964	r. e.
<i>Hymenolepis steatomidis</i> Hunkeler, 1972	r. e.
OTOMYINAE, THRYONOMYIDAE	
<i>Raillietina</i> (R.) <i>mahonae</i> Baer et Fain, 1955	r. e.
SCIURINAE	
<i>Sudarikovina monodi</i> (Joyeux et Baer, 1930)	r. e.
<i>Catenotaenia chabaudi</i> Dollfus, 1953	Afrique du Nord
<i>Catenotaenia geosciuri</i> Orllepp, 1938	r. e.
ANOMALURINAE	
<i>Bertiella douceti</i> Baer, 1953	r. e.
GERBILLINAE	
<i>Sudarikovina taterae</i> Hunkeler, 1972	r. e.
? <i>Sudarikovina africana</i> (Baer, 1933)	r. e.
? <i>Hymenandrya aegyptica</i> Mickhail et Fahmy, 1968	Egypte
<i>Skrjabinotaenia oranensis</i> (Joyeux et Foley, 1930)	Afrique du Nord
<i>Skrjabinotaenia aegyptica</i> (Wolfgang, 1956)	Egypte
<i>Skrjabinotaenia psammomi</i> Mickhail et Fahmy, 1968	Egypte
CRICETOMYINAE	
<i>Skrjabinotaenia cricetomydis</i> Hockley, 1961	r. e.
<i>Inermicapsifer congolensis</i> Mahon, 1954	r. e.
MURINAE	
<i>Oochoristica symmetrica</i> (Baylis, 1927)	Egypte, (Inde)
<i>Skrjabinotaenia baeri</i> (Lynsdale, 1953)	r. e.
<i>Skrjabinotaenia compacta</i> (Ortlepp, 1962)	r. e.
<i>Skrjabinotaenia lobata</i> (Baer, 1925)	r. e., (Europe)
<i>Skrjabinotaenia lucida</i> (Ortlepp, 1962)	r. e.
<i>Skrjabinotaenia media</i> Quentin, 1971	r. e.
<i>Skrjabinotaenia occidentalis</i> Hunkeler, 1972	r. e.
<i>Aprostotandrya dasymidis</i> (Hunkeler, 1972)	r. e.
<i>Paranoplocephala isomydis</i> (Setti, 1892)	r. e.
<i>Inermicapsifer aberratus</i> Baer, 1924	r. e.
<i>Raillietina</i> (R.) <i>baeri</i> Meggitt et Subramanian, 1927	r. e.
<i>Anomotaenia heimi</i> Quentin, 1964	r. e.
<i>Hymenolepis pearsei</i> Joyeux et Baer, 1930	r. e.
<i>Hymenolepis petteri</i> Quentin, 1964	r. e.
<i>Hymenolepis uncinispinosa</i> Joyeux et Baer, 1930	r. e.
<i>Hymenolepis uranomidis</i> Hunkeler, 1972	r. e.

DENDROMURINAE

Anomotaenia steatomidis Hunkeler, 1972 r. e.

OTOMYINAE

Paranoplocephala acanthocirrosa Baer, 1924 r. e.

DIPODIDAE

Oochoristica dipi (Parona, 1900) Afrique du Nord
Oochoristica aegyptica Mickhail et Fahmy, 1968 Egypte

THRYONOMYIDAE

Fuhrmannella transvaalensis Baer, 1925 r. e.
Raillietina thryonomysi Ortlepp, 1938 r. e.

CTENODACTYLIDAE

Andrya gundii (Joyeux, 1923) Afrique du Nord

Hôte inconnu (« rat »)

Hymenolepis globirostris Baer, 1925 r. e.

été introduits. Les Muridés ont pu acquérir leurs *Paranoplocephala* avant de pénétrer en Afrique, au contact des Microtidés paléarctiques. Les *Raillietina*, parasites typiques d'Oiseaux ont pu être capturés aussi bien en Eurasie, avant que les Rongeurs n'atteignent l'Afrique, que plus tard sur ce continent (à l'exception des *Raillietina* de *Thryonomys*, Rongeur indubitablement autochtone).

Parmi les Cestodes probablement acquis sur place, nous trouvons les *Inermicapsifer* qui proviennent des Hyracoïdes. La parenté existant entre 3 *Hymenolepis* de Rongeurs africains (*H. pearsei*, *H. uncinispinosa*, *H. globirostris*) et *H. petrodromi*, ce dernier parasite d'un Macroscelide, indique qu'il faut peut-être chercher chez les Macroscelidés, Insectivores uniquement africains, l'origine de ce groupe. La présence chez les Muridés de représentants des genres *Anomotaenia* et *Dilepis* a déjà été attribuée par QUENTIN (1964) à un phénomène de capture récent. L'adaptation d'*Oochoristica*, Cestodes généralement parasites de Reptiles, à des Rongeurs désertiques se retrouve tant en Afrique du Nord qu'au Sinaï et en Amérique du Nord.

De telles considérations ne peuvent s'appliquer aux 2 *Hymenolepis* aujourd'hui cosmopolites: *H. diminuta* et *H. fraterna* ont été transportés pratiquement partout par les souris et les rats dans un passé proche. Signalons qu'*H. straminea* est largement réparti dans la zone éthiopienne, chez des hôtes variés et parfois à l'écart des voies de communications. Il est donc possible que l'arrivée de cette espèce en Afrique soit ancienne.

Si nous examinons (tableau 4) l'inféodation des Cestodes aux différentes familles ou sous-familles d'hôtes, et en ne tenant pas compte des trois espèces aujourd'hui cosmopolites, nous observons que huit espèces de Cestodes seulement parasitent des hôtes appartenant à plusieurs sous-familles. En revanche, de nombreuses espèces n'ont été trouvées que chez une seule sous-famille d'hôtes: 3 chez les Sciurinés, 6 chez les Gerbillinés, 2 chez les Cricetomyinés, 15 chez les Murinés et 2 chez les Dipodidés.

A un niveau systématique supérieur, quatre genres de Cestodes Anoplocephalidae typiques de Rongeurs ne se trouvent que chez une seule sous-famille d'hôte: *Catenotaenia* chez les Sciurinés, et *Hymenandrya* chez les Gerbillinés (chez qui l'on a trouvé aussi, en Israël, l'espèce et le genre monotypique *Sinaiotaenia witenbergi* Wertheim et Greenberg, 1971), *Andrya* chez les Cténodactylidés et *Fuhrmannella* chez les Thryonomyidés.

Ainsi à la grande variété des hôtes et des biotopes répond en Afrique un éventail très large de Cestodes (12 genres, 48 espèces connues). En plus de la diversité des hôtes, un autre facteur a pu intervenir: l'Afrique n'a pas connu les glaciations pleistocènes qui ont fortement modifié les faunes européennes. La succession des périodes pluviales et interpluviales, qui correspondaient en Afrique aux périodes glaciaires et interglaciaires des régions holarctiques, s'est opérée graduellement et la lenteur des déplacements des limites des zones écologiques a permis aux Mammifères de les suivre, sans qu'il y ait extinction de certains groupes ou grands transferts de populations (COOK, 1963).

Deux raisons expliquent l'absence ou la rareté des Cestodes chez certains hôtes:

Premièrement l'écologie. Le mode de vie des Sciurinés et des Graphiurinés, arboricoles en majeure partie, n'est pas favorable à une cohabitation étroite avec d'autres Rongeurs et rend difficile la réussite d'un cycle de Cestode (dans les forêts de Malaisie, les Mammifères terrestres ont un taux d'infestation plus de trois fois plus élevé que ceux de la canopée ou de la zone intermédiaire (DUNN *et al.*, 1968). Les seuls parasites africains connus de Sciurinés se trouvent chez des écureuils terrestres et il est intéressant de constater que les *Xerus* partagent un genre de Cestode (*Sudarikovina*) avec les Gerbilles qui vivent dans les mêmes biotopes.

Deuxièmement la spécialisation. Les Rongeurs, d'évolution très ancienne, et donc spécialisés depuis longtemps, comme les Hystriacidés, les Rhyzomiidés ainsi que les quatre familles autochtones de l'Afrique ne représentaient pas des biotopes facilement colonisables par des Cestodes de captures. On sait qu'une spécialisation s'accompagne fréquemment d'un isolement physiologique.

Les Cestodes ne se prêtent pas aussi bien que les Nématodes à une étude phylogénétique en raison de la rareté des caractères marqueurs de leur évolution et il est hasardeux de vouloir trouver trop de parallèles entre des Némathelminthes et des Plathelminthes. Toutefois il est intéressant de constater que certains de nos résultats concordent avec ceux de quelques Nématodologistes: QUENTIN (1971*b*) et DURETTE-DESSET (1971) arrivent à la conclusion que chez deux groupes de Nématodes la diversification des parasites se fait au moment où un groupe d'hôte se diversifie lui aussi ou conquiert de nouveaux territoires, créant ainsi de nouvelles niches écologiques pour les parasites. La répartition actuelle des Cestodes de Rongeurs africains, l'abondance des genres et des espèces chez les Rongeurs

d'évolution la plus récente (Cricetidés, Muridés) permet de penser que chez les Cestodes, la conquête de nouveaux hôtes peut se passer de façon comparable même s'il n'est pas possible de distinguer les espèces les plus évoluées des plus primitives. La capture de Cestodes par des hôtes « neufs » doit également jouer un rôle important sinon comment expliquer la présence de *Bertiella*, de *Dilepis* ou d'*Anomotaenia* chez des Rongeurs ? Ces captures de parasites impliquent une proximité écologique qui apparaît nettement dans le cas de *Bertiella*, parasite de Primates acquis secondairement par des écureuils volants, de *Sudarikovina*, partagé par des écureuils terrestres et des Gerbilles. Une promiscuité rendue nécessaire par le petit nombre de biotopes favorables peut expliquer le passage d'*Oochoristica*, parasites de Reptiles, à des Rongeurs des zones arides. Le passage à une nourriture différente facilite également l'établissement d'une faune helminthologique particulière, ainsi *Lophuromys*, l'un des rares Rongeurs insectivores, héberge 2 Cestodes spécifiques.

La parenté existant entre les Cestodes de Rongeurs forestiers du Nigeria et de la Côte-d'Ivoire, et entre ceux de l'est et de l'ouest de ce dernier pays, implique que la spéciation des parasites était déjà accomplie au Pleistocène. A cette époque en effet la forêt fut réduite un certain temps à quelques lambeaux côtiers au cap des Palmes, au cap des Trois Pointes et vers le delta du Niger (V. Z. BAKKER, in: BISHOP et CLARK, 1967). C'est à partir de ces trois points que la forêt s'est de nouveau étendue, sans toutefois fermer complètement le fossé dahoméen et ne reliant l'est et l'ouest de la Côte-d'Ivoire que par une bande de forêt large d'environ 150 km. Cette évolution se remarque aujourd'hui dans la distribution de plusieurs plantes (GUILLAUMET, 1967), de Primates (BOOTH, 1958) et d'Oiseaux (MOREAU, 1963), mais au niveau de la sous-espèce seulement pour les Vertébrés.

CESTODES D'INSECTIVORES

I. INTRODUCTION

Une dizaine d'espèces de Cestodes ont déjà été décrites ou signalées chez les *Crocidures* africaines, mais elles n'étaient souvent représentées que par un ou deux individus car les hôtes Insectivores ont rarement été recherché sélectivement. Nous avons examiné 407 *Crocidura*, 1 *Sylvisorex* et 7 *Atelerix* à la recherche de parasites intestinaux. Grâce à l'abondant matériel récolté, nous avons pu préciser les caractères d'une partie des espèces de Cestodes déjà connues et décrire plusieurs espèces nouvelles. Nous avons revu les types des espèces décrites par JOYEUX et BAER et nous nous sommes surtout servi du travail de VAUCHER (1971) pour les comparaisons systématiques avec les parasites des *Soricidae* européens.

Nous espérons pouvoir mieux développer le côté écologique de cette étude. Malheureusement, nous nous sommes heurté à de nombreuses difficultés. Les principales sont dues à la faible densité des populations d'Insectivores africains, au nombre d'espèces ayant souvent leurs parasites propres et au nombre de biotopes à prospecter. Ainsi un séjour de huit jours à Taï, station importante au point de vue biogéographique ne nous a permis de récolter que 5 *Crocidura* appartenant à 2 ou 3 espèces malgré les 250 pièges déplacés tous les deux jours en forêt et en plantations. En savane, les Insectivores sont rares et entrent rarement dans les pièges (BELLIER, 1967). Ils doivent donc surtout être capturés à la main. Deux stations seulement nous ont livré un matériel abondant: Adiopodoumé, où nous avons piégé régulièrement, et Mopoyem, où nous avons bénéficié des campagnes de piégeages du Laboratoire d'Ecologie des Mammifères et des Oiseaux du centre ORSTOM d'Adiopodoumé.

II. LES HÔTES PRINCIPAUX

Pour la systématique des *Soricidae*, nous nous sommes fondé sur les travaux de HEIM DE BALSAC et LAMOTTE (1956, 1957), HEIM DE BALSAC et AELLEN (1958), HEIM DE BALSAC et BARLOY (1966), HEIM DE BALSAC (1968).

Crocidura bottegi eburnea Heim de Balsac, 1958. Cette minuscule Musaraigne, atteignant à peine 4 g au maximum, est uniquement forestière. Nous l'avons capturée presque uniquement dans des bas-fonds marécageux au moyen de boîtes enterrées car elle est incapable de déclencher un piège ou réussit à en sortir.

TABLEAU 5

Liste des hôtes et de leurs parasites

<i>Crocidura bottegi eburnea</i> Heim de Balsac	20		
<i>Hymenolepis aduncihami</i> Hunkeler, 1972	5	25%	
<i>Hymenolepis bellieri</i> Hunkeler, 1972	2	10%	
<i>Hymenolepis gilloni</i> Hunkeler, 1972	1	5%	
Larves <i>Tetrathyridium</i>	1	5%	
<i>Crocidura flavescens spurrelli</i> Thomas	128		
<i>Hymenolepis bakanoui</i> Hunkeler, 1972	6	4,6%	
<i>Hymenolepis bellieri</i> Hunkeler, 1972	7	5,5%	
<i>Hymenolepis dodecacantha</i> Baer, 1925	2	1,6%	
<i>Hymenolepis khalili</i> Hilmy, 1936	2	1,6%	
<i>Hymenolepis gilloni</i> Hunkeler, 1972	18	14,1%	
<i>Hymenolepis lamtoensis</i> Hunkeler, 1972	1	0,8%	
<i>Hymenolepis macclaudi</i> Joyeux et Baer, 1928	81	63,3%	
<i>Hymenolepis mopoyemi</i> Hunkeler, 1972	2	1,6%	
<i>Hymenolepis nagaty</i> Hilmy, 1936	4	3,1%	
<i>Hymenolepis vaucheri</i> Hunkeler, 1972	45	35,2%	
<i>Hymenolepis</i> spp., aff. <i>pseudofurcata</i> Vaucher, 1971	44	34,4%	
<i>Pseudhymenolepis eburnea eburnea</i> Hunkeler, 1970	3	2,3%	
<i>Pseudhymenolepis papillosa</i> Hunkeler, 1970	20	15,6%	
Larves <i>Tetrathyridium</i>	6	4,6%	
<i>Crocidura juvenetae</i> Heim de Balsac	37		
<i>Hymenolepis bakanoui</i> Hunkeler, 1972	9	24,4%	
<i>Hymenolepis bellieri</i> Hunkeler, 1972	3	8,1%	
<i>Hymenolepis khalili</i> Hilmy, 1936	2	5,4%	
<i>Hymenolepis lamtoensis</i> Hunkeler, 1972	1	2,7%	
<i>Hymenolepis mopoyemi</i> Hunkeler, 1972	1	2,7%	
<i>Hymenolepis multihami</i> Hunkeler, 1972	1	2,7%	
<i>Hymenolepis vaucheri</i> Hunkeler, 1972	8	21,6%	
<i>Hymenolepis</i> spp., aff. <i>pseudofurcata</i> Vaucher, 1971	5	13,3%	
<i>Pseudhymenolepis eburnea ebriensis</i> Hunkeler, 1972	6	16,2%	
<i>Pseudhymenolepis papillosa</i> Hunkeler, 1970	5	13,3%	
<i>Crocidura lamottei</i> Heim de Balsac	3		
<i>Hymenolepis bakanoui</i> Hunkeler, 1972	1		
<i>Hymenolepis nagaty</i> Hilmy, 1936	1		
<i>Hymenolepis vaucheri</i> Hunkeler, 1972	2		
<i>Hymenolepis</i> spp., aff. <i>pseudofurcata</i> Vaucher, 1971	1		
<i>Crocidura lusitania</i>	1	0	
<i>Crocidura odorata giffardi</i> Heim de Balsac	5		
<i>Hymenolepis dodecacantha</i> Baer, 1925	4		
<i>Hymenolepis nagaty</i> Hilmy, 1936	2		
<i>Hymenolepis vaucheri</i> Hunkeler, 1972	4		
Larves <i>Tetrathyridium</i>	1		
<i>Crocidura poensis pamela</i> Dollman	96		
<i>Hymenolepis aduncihami</i> Hunkeler, 1972 (immat.)	(1)	(1%)	
<i>Hymenolepis bakanoui</i> Hunkeler, 1972	2	2,1%	
<i>Hymenolepis bellieri</i> Hunkeler, 1972	25	26%	
<i>Hymenolepis gilloni</i> Hunkeler, 1972	49	51%	
<i>Hymenolepis macclaudi</i> Joyeux et Baer, 1928	1	1%	
<i>Hymenolepis mopoyemi</i> Hunkeler, 1972	6	6,3%	
<i>Hymenolepis multihami</i> Hunkeler, 1972	2	2,1%	
<i>Hymenolepis vaucheri</i> Hunkeler, 1972	3	3,1%	
<i>Hymenolepis</i> spp., aff. <i>pseudofurcata</i> Vaucher, 1971	16	16,7%	
<i>Pseudhymenolepis eburnea eburnea</i> Hunkeler, 1970	6	6,3%	
Larves <i>Tetrathyridium</i>	2	2,1%	

<i>Crocidura theresae</i> Heim de Balsac	84	
<i>Hymenolepis bellieri</i> Hunkeler, 1972	2	2,4%
<i>Hymenolepis khalili</i> Hilmy, 1936	3	3,6%
<i>Hymenolepis gilloni</i> Hunkeler, 1972	7	8,3%
<i>Hymenolepis mopoyemi</i> Hunkeler, 1972	50	59,5%
<i>Hymenolepis multihami</i> Hunkeler, 1972	2	2,4%
<i>Hymenolepis nagaty</i> Hilmy, 1936	39	46,4%
<i>Hymenolepis vaucheri</i> Hunkeler, 1972	7	8,3%
<i>Hymenolepis</i> spp., aff. <i>pseudofurcata</i> Vaucher, 1971	43	51,2%
<i>Pseudhymenolepis eburnea eburnea</i> Hunkeler, 1970	25	29,8%
Larves <i>Tetrathyridium</i>	2	2,4%
<i>Crocidura</i> sp., groupe <i>bicolor</i> Bocage	2	0
<i>Crocidura</i> spp.	30	
<i>Hymenolepis bakanoui</i> Hunkeler, 1972	1	
<i>Hymenolepis bellieri</i> Hunkeler, 1972	3	
<i>Hymenolepis khalili</i> Hilmy, 1936	1	
<i>Hymenolepis gilloni</i> Hunkeler, 1972	6	
<i>Hymenolepis nagaty</i> Hilmy, 1936	1	
<i>Hymenolepis vaucheri</i> Hunkeler, 1972	3	
<i>Hymenolepis</i> spp., aff. <i>pseudofurcata</i> Vaucher, 1971	5	
<i>Sylvisorex megalura</i> Jentink	1	
<i>Hymenolepis</i> sp.		1
<i>Atelerix albiventris</i> Wagn.	7	0

Crocidura flavescens spurrelli Thomas, 1910 (également connue sous le nom de *C. occidentalis spurrelli* Thomas, 1910). Cette grande Musaraigne, qui peut dépasser 30 g, est l'espèce la plus fréquente dans la zone de forêt. Elle atteint la savane en suivant les galeries forestières. Très anthropophile, elle est abondante dans les cultures et les friches. Quoique rare, elle n'est pas totalement absente en grande forêt où elle serait représentée par un type plus gracile, à queue longue (HEIM DE BALSAC, 1958). Rappelons qu'elle appartient à un groupe qui couvre presque toute l'Afrique et se divise en une vingtaine de sous-espèces (HEIM DE BALSAC et BARLOY, 1966).

Crocidura juvenetae Heim de Balsac, 1958. Cette espèce d'une dizaine de g n'était connue que du Liberia, de Basse Côte-d'Ivoire et du Nimba. Elle serait, d'après ceux qui l'ont décrite, essentiellement forestière sur le littoral où elle est représentée par la sous-espèce *ebriensis* Heim de Balsac et Aellen, 1958. Si nous l'avons parfois trouvée en forêt, elle provenait plus souvent de friches et de cultures, montrant ainsi une anthropophilie marquée. Nous avons également trouvé cette espèce vers le nord et le centre du pays (Kafiné, Lamto).

Crocidura lamottei Heim de Balsac, 1968, est une *Crocidure* de taille moyenne habitant la savane. Nous l'avons trouvée à Lamto, Kafiné et Niangoloko, mais en très petit nombre.

Crocidura odorata giffardi Heim de Balsac, 1968. C'est la plus grande des *Crocidures* africaines (elle dépasse 20 cm de longueur totale). Nous l'avons trouvée au Centre de la Haute-Volta où elle semble assez anthropophile, venant parfois s'attaquer aux poussins des basses-cours. En Côte-d'Ivoire, elle n'est

connue que du mont Nimba bien qu'elle soit présente dans les savanes du nord du pays, aux dires des habitants.

Crocidura poensis pamela Dollman, 1915. Cette espèce de taille moyenne (15 g) est abondante dans les forêts, surtout en Basse Côte. Nous l'avons capturée dans des bas-fonds comme dans des forêts de pente mais rarement vers les lisières et jamais dans des endroits découverts.

Crocidura theresae Heim de Balsac, 1968, est une forme typique et abondante de la savane de type guinéen (biotopes herbeux). Nous l'avons surtout obtenue de Lamto et de la savane côtière de Dabou (environs de Mopoyem). Quelques spécimens provenant de friches en région forestière, à Duékoué ont pourtant été rapportés à cette espèce, ainsi que quelques animaux de Kafiné, bien au nord, en savane sub-soudanienne.

II. PARTIE SYSTÉMATIQUE

A. FAMILLE HYMENOLEPIDIDAE Fuhrmann, 1907

a. Sous-famille *Hymenolepidinae* Perrier, 1897

1. *Hymenolepis aduncihami* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crocidura bottegi eburnea* Heim de Balsac.

Localité-type: Adiopodoumé.

Matériel de description: 10 Vers provenant de 4 *C. bottegi* d'Adiopodoumé, nombreux cysticercoïdes provenant de Ténébrions infestés expérimentalement à partir de plusieurs de ces Vers.

Trouvé chez *C. bottegi eburnea* Heim de Balsac à Adiopodoumé (4/11) et Bakanou (1/2); chez *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (immature, 1/96).

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté à Adiopodoumé).

Intensité d'infestation: de 1 à 4 Vers.

Description (fig. 19): longueur: 20-25 mm, largeur maximum: 1 mm. Musculature longitudinale puissamment développée, environ 40 faisceaux sur la couche interne. Gros vaisseau excréteur ventral, large de 33-40 μ , vaisseau dorsal large de 4-6,5 μ .

Scolex: 160-190 μ de \varnothing , 120-130 μ de long. Rostre: 50-53 \times 40 μ , dans une gaine de 85-100 \times 100-107 μ . 14 à 16 crochets longs de 19-20 μ (base: 14,5-15,5 μ). La garde est aplatie transversalement et la lame brusquement recourbée vers l'extrémité. Ventouses: 50-72 \times 49-56 μ .

Organes mâles: 3 testicules disposés en triangle. Poche du cirre: 110-113 \times 30,5-33 5 μ . Elle débouche dans un atrium génital long de 20-27 μ qui s'ouvre au milieu du bord du proglottis. Cirre inerme.

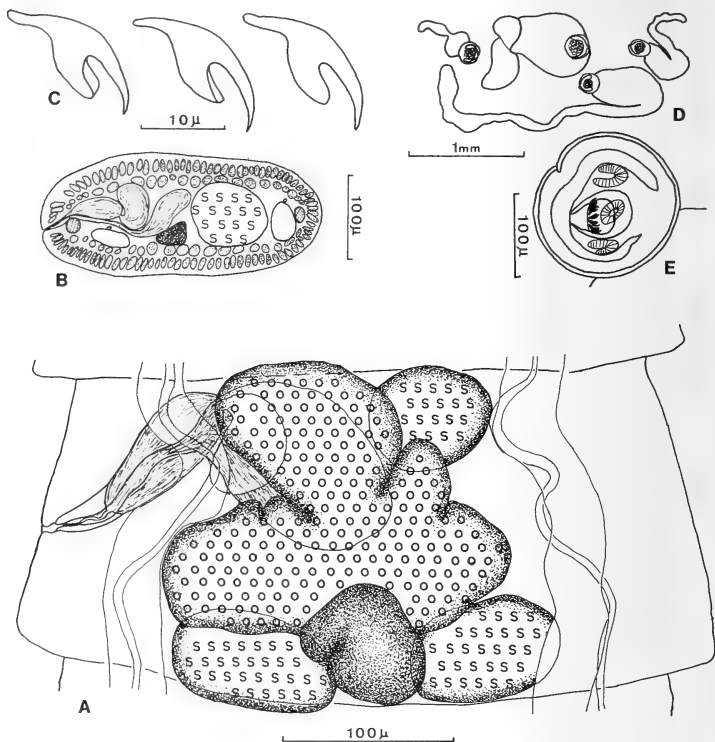


FIG. 19.

Hymenolepis aduncihami Hunkeler, 1972.

A: Proglottis adulte.

B: Coupe transversale montrant le développement de la musculature longitudinale.

C: Crochets. D et E: Cysticercoïdes.

Organes femelles: ovaire trilobé, gros, large de 200-300 μ dans les proglottis mûrs. Vitellogène souvent grossièrement triangulaire, toujours lobé. Gros réceptacle séminal. Utérus d'abord très lobé, puis sacciforme lorsqu'il est plein d'œufs

mûrs. Oeufs: $40-44 \times 29-34 \mu$. Oncosphères: $26-29 \times 24-25,5 \mu$. Crochets des oncosphères: $12,5-14 \mu$ (latéraux étroits et latéraux larges), $14-14,5 \mu$ (centraux).

Discussion: aucun autre crochet d'*Hymenolepis* d'*Insectivore* ne présente cette lame brusquement recourbée. *H. aduncihami* ne semble parasiter que *C. bottegi*. Nous ne l'avons jamais trouvée chez un autre hôte malgré l'examen de plus de 200 Crocidures de la même région. Une seule exception: un immature sans trace encore de segmentation chez une *C. poensis*. Un essai d'infestation de cette dernière espèce par de cysticercoïdes d'*H. aduncihami* a échoué, mais un *Insectivore* élevé en captivité n'est peut-être pas très réceptif à une infestation par des Cestodes.

Cycle évolutif expérimental: des larves cysticercoïdes ont été obtenues en faisant ingérer à des *Tenebrio molitor* L. des proglottis gravides de *H. aduncihami*. Sept jours après l'infestation (à $25-26^{\circ}$), les larves, pyriformes, montrent une lacune encore petite située vers leur extrémité la plus étroite. Au douzième jour, plusieurs stades coexistent: les larves les plus évoluées ont déjà un scolex bien formé, à l'exception des crochets qui ne sont qu'ébauchés. Les enveloppes externes sont encore peu développées et toutes les larves à scolex ébauché ou presque formé s'évaginrent rapidement lorsqu'elles sont placées dans un liquide physiologique (Ringer). Le même phénomène se produit chez *H. nagaty* Hilmy, 1936, et nous a fait dire (HUNKELER, 1969) que chez cette espèce la formation du scolex se faisait avant l'invagination. En réalité, chez *H. nagaty* comme chez *H. aduncihami*, on trouve des larves invaginées sans trace encore de ventouses ou de rostre. Chez l'espèce décrite ici, presque tous les cysticercoïdes sont parfaitement formés au bout de vingt et un jours. De rares larves cependant ont à peine commencé leur développement. Nous avons parfois trouvé plus de 100 larves par hôte. La forme de la queue varie beaucoup d'un Ténébrion à l'autre et ne dépend pas du nombre de larves (fig. 19 D). Lors de fortes infestations, nous avons observé des agglomérats de plusieurs larves entourés par une même paroi réactionnelle de l'hôte.

2. *Hymenolepis bakanoui* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crocidura flavescens spurelli* Thomas

Localité-type: Bakanou.

Matériel de description: 25 Vers provenant d'une *C. flavescens*.

Trouvé chez *C. flavescens spurelli* Thomas à Bakanou (1/1), Adiopodoumé (4/86), l'Anguédédou (1/5); chez *C. juvenetae* Heim de Balsac à Adiopodoumé (7/25), au Banco (2/3); chez *C. poensis pamela* Dollman au Banco (1/4), à Adiopodoumé (1/78); chez *C. lamottei* Heim de Balsac à Niangoloko (1/1); chez *C. sp.* à Taï (1/3).

Intensité d'infestation: le plus souvent 1 seul Ver, parfois 2 à 6, une seule fois 25.
 Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté chez *C. juvenetae* à Adiopodoumé).

Description (fig. 20): longueur maximum: 14 mm, largeur maximum: 0,5 mm, Musculature longitudinale faiblement développée, environ 40 faisceaux sur la couche interne. L'atrium génital débouche au milieu du bord latéral du proglottis.

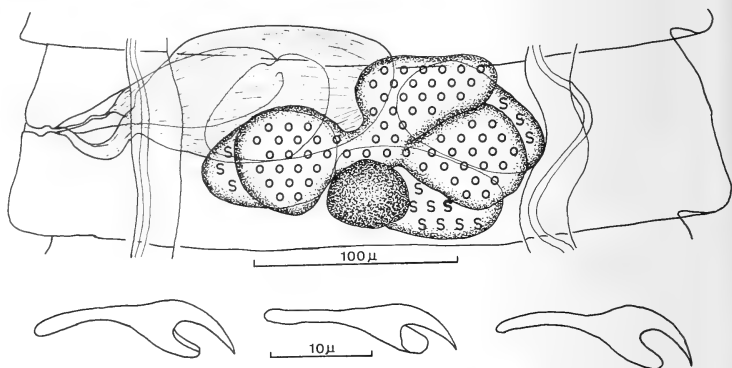


FIG. 20.

Hymenolepis bakanoui Hunkeler, 1972.
 Proglottis adulte et crochets.

Scolex: $185-200\mu$ de \varnothing , $132-162\mu$ de long. Rostre: $75-78 \times 48-65\mu$, dans une gaine de $97-104 \times 126-140\mu$. 25 à 28 crochets (moyenne: 26,3), longs de $18-20\mu$ (base: $15,5-18\mu$). Ventouses peu musclées, $60-70\mu$ de \varnothing .

Organes mâles: trois testicules disposés en triangle. Poche du cirre: $100-130 \times 34-39\mu$. Cirre inerme.

Organes femelles: ovaire divisé en trois lobes presque toujours entiers. Vitellogène peu ou pas lobé. Réceptacle séminal volumineux dépassant le milieu du proglottis. Utérus d'abord lobé, puis sacciforme. Oeufs: $48-53 \times 38-42\mu$. Oncosphères: $26-29 \times 24-27\mu$. Crochets des oncosphères: $14,5-15,5\mu$ (latéraux étroits), $15,5-16\mu$ (latéraux larges), $16-17,5\mu$ (centraux).

Variations: les dimensions sont souvent plus faibles que celles du matériel type, sauf celles des crochets, qui ne varient qu'entre 17 et 21μ , et celles des œufs. Le scolex ne mesure parfois que $130-150\mu$ de large, les ventouses $50-60\mu$ de \varnothing , la poche du cirre $60-100\mu$. La forme des crochets ne varie pas. La longueur du Ver atteint généralement 4 à 7 mm.

Discussion: la forme des crochets de cette espèce est très typique: manche courbé, lame et garde petites et presque parallèles, la lame dépassant la garde qui est un peu aplatie transversalement. Cet aplatissement est rarement bien visible lorsque les crochets sont écrasés, la garde pouvant alors se tordre facilement. *H. tiara* (Dujardin, 1845) diffère de *H. bakanoui* par la forme des crochets du rostre, la longueur des crochets d'oncosphères (11-14 μ), un réceptacle séminal petit. *H. pistillum* (Dujardin, 1845) n'a que 14 à 22 crochets longs de 11-14 μ .

3. *Hymenolepis bellieri* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crocidura poensis pamela* Dollman.

Localité-type: Adiopodoumé.

Matériel de description: 33 Vers provenant de 6 *C. poensis* d'Adiopodoumé.

Trouvé chez *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (21/78), l'Anguédédou (2/7), au Banco (1/4), à Matongouine (1/1); chez *C. flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (3/86), Bakanou (1/1), Matongouine (2/11), Lamto (1/7); chez *C. juvenetae* Heim de Balsac à Adiopodoumé (3/25); chez *C. bottegi eburnea* Heim de Balsac à Adiopodoumé (2/11); chez *C. theresae* Heim de Balsac à Duékoué (2/10); chez *C. sp.* à l'Anguédédou (1/1), Ehania (1/3), Blékoum (1/1), au Banco (1/2).

Intensité d'infestation: un seul Ver dans plus de la moitié des cas, quelquefois 2 à 6, rarement 10 à 13.

Localisation intestinale: entre le deuxième quart de l'intestin et la fin de celui-ci.

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté à Adiopodoumé chez *C. poensis* et chez *C. flavescens*).

Description (fig. 21): longueur: 10-12 mm, largeur: 0,5-0,7 mm, mais certains spécimens presque gravides mesuraient à peine $3,5 \times 0,2$ mm. Musculature longitudinale très développée, environ 40 faisceaux sur la couche interne. Le pore génital est situé au milieu du bord du proglottis.

Scolex: 300-415 μ de large, 190-280 μ de long, souvent appliqué en coussinet contre la muqueuse intestinale de l'hôte, les ventouses et le rostre étant dans un même plan. Rostre: $70-97 \times 73-107 \mu$, dans une gaine de $147-205 \times 157-200 \mu$. La musculature qui relie le rostre à sa gaine et à la musculature du strobila est très développée. 17 à 22 crochets (généralement 18 à 20), longs de 39-46 μ (base: 29,5-36 μ). La garde est aplatie transversalement. Ventouses très musclées, 85-110 μ de \varnothing .

Organes mâles: trois testicules disposés en triangle, les deux antiporaux presque l'un derrière l'autre. Poche du cirre: $85-120 \times 29-36 \mu$. Cirre inerme.

Organes femelles: ovaire divisé en trois lobes principaux, eux-mêmes un peu lobés. Le vitellogène comprend 3 à 5 lobes. Réceptacle séminal atteignant presque

le milieu du proglottis. Utérus très lobé. devenant sacciforme sous la pression des œufs. Oeufs: $39-42,5 \times 32-35,5 \mu$. Oncosphères: $26-31 \times 21-25 \mu$. Crochets des oncosphères: $11,5-12 \mu$ (latéraux étroits), $13,5-14 \mu$ (latéraux larges), $13,5-15 \mu$ (centraux).

Variations: la taille varie beaucoup puisque l'on peut trouver les premiers œufs dans l'utérus entre le 60^e et le 130^e proglottis selon le Ver. Les crochets sont plus petits dans l'ouest du pays ($37,5-40 \mu$ à Taï, Matongouine et Duékoué) et

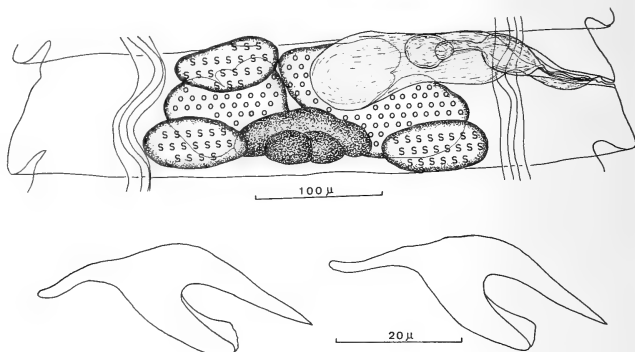


FIG. 21.

Hymenolepis bellieri Hunkeler, 1972.
Proglottis adulte et crochets.

plus grands dans l'est (46μ à Ehania). Le matériel abondant d'Adiopodoumé couvre presque toute la marge de variation.

Discussion: les seuls Cestodes proches de cette espèce sont les Vers immatures signalés par VAUCHER (1971) chez *C. russula* (Hermann) en Sardaigne et dans le Midi de la France et rattachés avec doute à *H. dodecacantha* Baer, 1925. La taille ($36-40 \mu$) et la forme générale des crochets sont assez semblables chez les deux espèces mais ils sont moins nombreux (12 à 14) et plus élancés dans le matériel européen. Leur manche se termine en pointe fine et droite alors que chez *H. bellieri* le manche est de même largeur et légèrement recourbé à l'extrémité. De plus les Vers trouvés par VAUCHER n'ont pas le gros scolex typique d'*H. bellieri*. *H. maclaudi* Joyeux et Baer, 1928, a un scolex plus petit ($220-230 \mu$), de même que les crochets ($29-34 \mu$), et des crochets d'oncosphères plus grands ($17-20 \mu$). *H. dodecacantha* Baer, 1925, n'a que 10 à 14 crochets longs de $29-37 \mu$ et de gros crochets d'oncosphères ($17-20 \mu$).

4. *Hymenolepis dodecacantha* Baer, 1925

Synonymes: *Dicranotaenia dodecacantha* (Baer, 1925) Lopez-Neyra, 1942.

Staphylocystis dodecacantha (Baer, 1925) Spassky, 1950.

Hôtes et localités: chez *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (2/86); chez *C. odorata giffardi* Heim de Balsac à Mogteto (4/5).

Intensité d'infestation: de 2 à 7 Vers, une seule fois plus de 80.

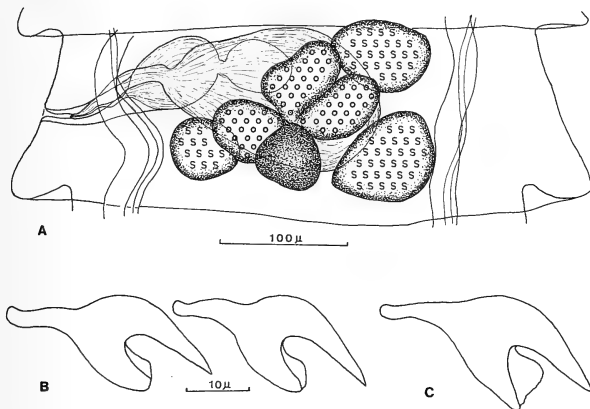


FIG. 22.

Hymenolepis dodecacantha Baer, 1925.

A: Proglottis adulte (chez *Crocidura flavescens spurrelli* à Adiopodoumé). B: Crochets (idem).

C: Crochet (chez *C. odorata giffardi* à Mogteto).

Répartition: Congo-Kinshasa, chez *Crocidura* sp. et *C. occidentalis kivu* Osgood (= *C. flavescens kivu*) (BAER, 1925, 1959); Ruanda, chez *C. o. kivu* (BAER et FAIN, 1961); Egypte, chez *C. olivieri* Lesson (= *C. flavescens deltae* Heim de Balsac et Barloy) (BAER, 1959).

Description (fig. 22): longueur: 20-40 mm, largeur: 0,5-0,8 mm. Musculature longitudinale bien développée, environ 40 faisceaux sur la couche interne. Le pore génital débouche au milieu du bord du proglottis.

Scolex: 220-310 µ de large, 206-220 µ de long. Rostre: 73-85 × 83-90 µ, dans une gaine de 100-150 × 170-205 µ. 10 à 13 crochets à garde aplatie transversalement, longs de 32-36,5 µ (base: 23,5-28 µ). Ventouses: 75-97 µ de Ø. Une dizaine de gros faisceaux musculaires viennent s'insérer sur le rostre.

Organes mâles: trois testicules disposés en triangle, les deux antiporaux l'un derrière l'autre. Poche du cirre: $138-145 \times 43-56 \mu$. Une grosse vésicule séminale interne et une petite externe.

Organes femelles: ovaire relativement petit, trilobé. Vitellogène peu ou pas lobé. Enorme réceptacle séminal dépassant le milieu du proglottis. Utérus peu lobé. Oeufs: $47-53 \times 35,5-39 \mu$. Oncosphères: $36,5-40 \times 27-32 \mu$. Crochets des oncosphères: $17-17,5 \mu$ (latéraux étroits), $18-19 \mu$ (latéraux larges), $18-20 \mu$ (centraux).

Discussion: le nombre moyen de crochets peut varier de 11 (Haute-Volta) et 12 (Côte-d'Ivoire) à 12,7 (matériel du Congo étudié par BAER, 1959) et 13,4 (matériel d'Egypte étudié par BAER, 1959).

Cette espèce se distingue de *H. scalaris* (Dujardin, 1845) par la taille des crochets qui varie entre 29μ en Egypte et $36,5 \mu$ en Côte-d'Ivoire, contre $26-28 \mu$ pour *H. scalaris* d'après VAUCHER (1971). Chez *H. dodecacantha* l'utérus est moins lobé, la vésicule séminale externe plus petite, la poche du cirre plus grande: $124-136 \times 33 \mu$ pour le matériel original (largeur revue sur le type), $138-145 \times 43-56 \mu$ pour notre matériel, contre $77-105 \times 18-31 \mu$ pour *H. scalaris*. De plus cette espèce a un ovaire relativement plus grand et des testicules relativement plus petits que *H. dodecacantha* (voir aussi le dessin du type de *H. dodecacantha* par VAUCHER, 1971).

Nous rapportons à *H. macclaudi* Joyeux et Baer, 1928, les Vers de Côte-d'Ivoire sur lesquels BAER (1957) a basé une redescription de *H. dodecacantha*. *H. dodecacantha sensu* Vaucher et Hunkeler, 1967 est en réalité *H. scalaris* (cf. VAUCHER, 1971). Les Vers assimilés, avec doutes, à *H. dodecacantha* par VAUCHER (1971) appartiennent probablement à une espèce nouvelle et pourront être décrits lorsque du matériel mûr aura été trouvé. Nous suivons HÜBSCHER (1937) qui, après examen des types, met en synonymie *H. fülleborni* Hilmy, 1936, et *H. loossi* Hilmy, 1936, avec *H. dodecacantha*. HÜBSCHER a constaté que *H. loossi*, représenté par un unique spécimen très contracté, a des crochets de plus de 28μ de long et que son anatomie est très semblable à celle des deux autres espèces. Comme il s'est révélé que *H. dodecacantha* possédait en réalité une vésicule séminale interne et un ovaire trilobé, les caractères différentiels invoqués par Hilmy tombent. On se rapportera à la critique de VAUCHER (1971) pour les Cestodes signalés sous le nom d'*H. loossi* ou d'*H. fülleborni* chez divers Soricidae européens par KOBULEJ et VERSÉNYI (1953), PROKOPIC (1957), MITUCH (1964) et dont aucun ne se rapproche de *H. dodecacantha*.

5. *Hymenolepis gilloni* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crocidura poensis pamela* Dollman

Localité-type: Adiopodoumé.

Matériel de description: 50 Vers provenant de 5 *C. poensis* d'Adiopodoumé. Trouvé chez *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (42/78), l'Anguédédou (4/7), au Banco (1/4), à Goboupleu (1/3), Ehania (2/3); chez *C. flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (9/86), l'Anguédédou (4/5), au Banco (1/1), à Bakanou (1/1), Lamto (1/7), Matongouine (1/11), Blékoum (1/2); chez *C. theresae* Heim de Balsac à Mopoyem (2/64), Duékoué (2/10), Komosso

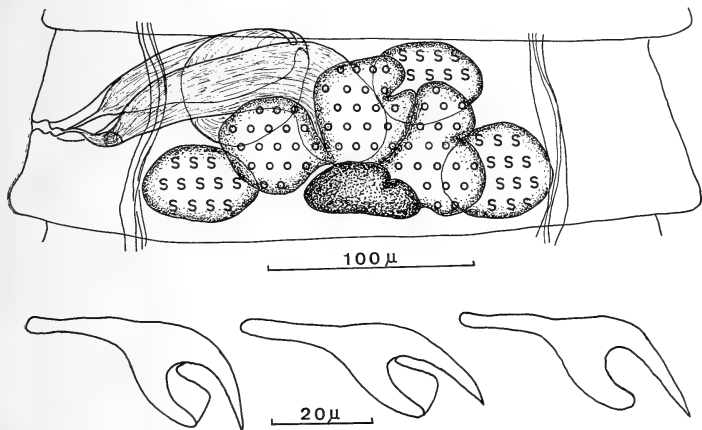


FIG. 23.

Hymenolepis gilloni Hunkeler, 1972.
Proglottis adulte et crochets.

(3/3); chez *C. bottegi eburnea* Heim de Balsac à Goboupleu (1/1); chez *C. sp.* à Adiopodoumé (3/9), Kafiné (2/4).

Intensité d'infestation: 1 ou 2 Vers dans près de la moitié des cas, sinon de 3 à 20, une seule fois plus de 100.

Localisation intestinale: première moitié de l'intestin.

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté à Adiopodoumé, chez *C. poensis*).

Description: (fig. 23): longueur maximum: 8 mm, largeur maximum: 0,7 mm, largeur des proglottis adultes: 0,3-0,36 mm. Epaisseur des proglottis dépassant la moitié de leur largeur (Ver très ovalaire). Musculature longitudinale très développée, environ 40 faisceaux sur la couche interne. L'atrium génital débouche au milieu du bord du proglottis.

Scolex: large de 190-220 µ, long de 140-190 µ, souvent en forme de triangle chez les Vers peu contractés. Rostre: 48-63 × 48-60 µ. Gaine du rostre: 85-113

× 103-147 μ . Dans les scolex en place, cette gaine est étranglée vers sa base, à l'endroit où passent les muscles rétracteurs du rostre qui vont s'insérer sur la musculature du strobila. 14 à 17 crochets à garde aplatie transversalement, longs de 23,5-27 μ (base: 20-21 μ). Ventouses très peu musclées, 58-78 μ de \varnothing . Malgré la faible profondeur de leur cavité, ces ventouses restent fonctionnelles.

Organes mâles: trois testicules disposés en triangle. Poche du cirre: 85-120 × 31-34 μ . Cirre inerme. La vésicule séminale externe vient se placer au dessus de la poche du cirre.

Organes femelles: ovaire divisé en trois lobes principaux, eux-mêmes parfois légèrement lobés. Vitellogène grossièrement triangulaire, à peine ou pas lobé. Vagin élargi en un énorme réceptacle séminal. Utérus d'abord peu lobé, puis sacciforme. Oeufs: 50-58 × 40-44 μ . Oncosphères: 27-29,5 × 27 μ . Crochets des oncosphères: 14,5-15,5 μ (latéraux étroits), 16-16,6 μ (latéraux larges), 17-18,5 μ (centraux).

Variations: le nombre de crochets peut atteindre 17 et leur taille varier entre 22 et 28 μ . A Kafiné, en savane, le rostre est très court (31-34 μ) et le scolex petit (166-176 × 103-132 μ). A Komosso, à la lisière forêt-savane, le scolex est également petit.

Discussion: *H. gilloni* Hunkeler se différencie d'*H. scalaris* (Dujardin, 1845) avant tout par le nombre de crochets (14 à 17, contre 12 à 14 chez *scalaris*) et leur forme. Ils sont plus grêles, avec un manche relativement long, élargi à l'extrémité mais mince ailleurs chez *gilloni*, alors que chez *scalaris* l'extrémité du manche est atténuée en pointe. La poche du cirre dépasse largement les vaisseaux excréteurs chez *H. gilloni*, les atteint juste chez *H. scalaris*. Cette dernière espèce a un utérus très lobé, contrairement à *H. gilloni*. *H. mopoyemi* Hunkeler n'a que 10 à 11 crochets à manche court. *H. dodecacantha* Baer, 1925 a 10 à 14 crochets longs de 29-36,5 μ . *H. macclaudi* Joyeux et Baer, 1928 a 15 à 19 crochets longs de 29-34 μ .

6. *Hymenolepis khalili* Hilmy, 1936

Synonyme: *Vampirolepis khalili* (Hilmy, 1936) Spassky, 1954.

Hôtes et localités: *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas à l'Anguédédou (1/5) et Matongouine (1/11); *C. theresae* Heim de Balsac à Mopoyem (3/64); *C. jouvenetae* Heim de Balsac à l'Anguédédou (2/4); *C. sp.* à Taï (1/3).

Intensité d'infestation: de 1 à 12 Vers.

Répartition: Liberia, chez *Crocidura sp.* (HILMY, 1936), Congo-Kinshasa, chez *C. sp.* (présent travail), Tchécoslovaquie, chez *C. leucodon* (Her.) (RYSÁVY et PROKOPIC, 1958).

Description (fig. 24) (les indications entre parenthèses sont celles que donne HILMY dans sa description originale): longueur: 5-6 mm (2,7 mm), largeur: 0,75-0,85 mm (0,625 mm). La couche interne de fibres musculaires longitudinales est très développée et comprend une cinquantaine de faisceaux. Les vaisseaux excréteurs sont entourés d'un manchon de cellules chromophiles. Le large pore génital s'ouvre entre la moitié et le tiers antérieur du bord du proglottis (au milieu du bord latéral).

Scolex: 400-440 μ de large (486 μ), 320-350 μ de long (—). Rostre: 170-177 \times 175-200 μ (212 \times 190 μ). Gaine du rostre: 210-225 \times 170-300 μ (—). 32 à 34

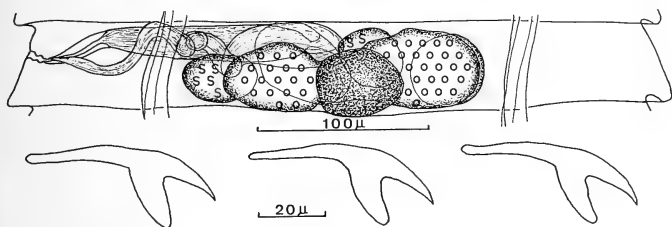


FIG. 24.

Hymenolepis khalili Hilmy, 1936.
Proglottis adulte et crochets.

crochets longs de 56-60 μ (base: 47-50 μ) (34 crochets longs de 55-63 μ). Les deux Vers récoltés à Taï portaient 35 crochets longs de 47-52 μ . Ventouses: 110-117 μ de \varnothing (114 μ). La surface du rostre et celle de la partie évaginée de la gaine sont recouvertes d'une dense couche de villosités atteignant 8 μ de long. On voit dans le rostre plusieurs travées musculaires semblables à celles qui remplissent la rostre d'*H. nagaty* Himy, 1936. Des glandes très développées se trouvent au fond de la gaine du rostre et quelques cellules glandulaires se remarquent dans le rostre lui-même. (Pl. I, fig. 11).

Organes mâles: les trois testicules, généralement disposés en triangle, sont parfois ramenés en ligne par la faible longueur du proglottis. Nous avons, comme Hilmy, observé que les testicules disparaissaient bien avant que l'ovaire n'ait atteint sa maturité. La poche du cirre atteint le 1/3 ou la 1/2 du proglottis (le 1/4 ou le 1/5) et mesure 145-170 \times 18-21 μ . Sa paroi est épaisse. Le cirre est inerme. La vésicule séminale externe se replie souvent au-dessus de l'extrémité de la poche du cirre.

Organes femelles: l'ovaire comprend deux lobes transversaux parfaitement entiers et mesure 180-210 μ de large (97 μ). Le vitellogène, également entier, mesure 63-73 \times 30-38 μ (33 μ de large). Le vagin, étroit et contourné, s'élargit en

réceptacle séminal vers le milieu du proglottis. L'utérus se compose de deux sacs non lobés réunis à la face inférieure du Ver par un étroit canal. Oeufs: 39-40 \times 33-35,5 μ (38 \times 33 μ). Oncosphères: 19-21 \times 15-16 μ (28,5 μ). Crochets des oncosphères: 10,5 μ (latéraux étroits), 11-11,5 μ (latéraux larges), 12,5 μ (centraux). HILMY ne donne qu'une dimension: 24,7 μ . La différence d'avec nos mesures est importante, mais il serait surprenant de trouver des crochets de près de 25 μ dans des oncosphères de 28,5 μ et peut-être y-a-t-il eu une erreur.

Discussion: MITUCH (1964) signale ce Ver chez un hôte aberrant (*Neomys fodiens* (Pennant)) en Tchécoslovaquie, malheureusement sans aucune indication anatomique. En revanche, les spécimens décrits par RYSAVY et PROKOPIC (1958) en Tchécoslovaquie également, mais chez *Crocidura leucodon* (Hermann) ne diffèrent significativement du matériel africain que sur un point: l'ovaire dessiné par les auteurs précités est petit, moins large qu'un testicule, alors que dans le matériel africain, il recouvre presque les trois testicules pratiquement dès le moment où il devient visible. La différence est donc faible et probablement pas d'ordre spécifique. *H. khalili* ne semblerait donc avoir été trouvé qu'une seule fois en Europe malgré les milliers de *Crocidura* examinées.

Nous avons retrouvé un exemplaire typique d'*H. khalili* dans le matériel du Congo rapporté par BAER (1959), localité: Rutshuru, hôte: *C. sp.*, même préparation que *H. dodecacantha* Baer, 1925.

7. *Hymenolepis lamtoensis* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas.

Localité-type: Lamto.

Matériel de description: 40 Vers provenant d'une *C. flavescens*.

Trouvé à Lamto chez *C. flavescens spurrelli* Thomas (1/7) et au Banco chez *C. juvenetae* Heim de Balsac (1/3).

Intensité d'infestation: 1 fois 40 Vers, 1 fois 1 Ver.

Description (fig. 25): longueur: 7-9 mm, largeur maximum: 1 mm. Musculature longitudinale extrêmement développée, 50 à 60 faisceaux sur la couche interne. L'atrium génital s'ouvre au milieu du bord du proglottis.

Scolex: 475-515 μ de large, 270-320 μ de long. Rostre: 135-152 \times 135 μ , dans une gaine de 237-270 \times 203-270 μ . De très gros faisceaux musculaires viennent s'insérer sur les bords du rostre. 27 à 29 crochets longs de 51-56,5 μ (base: 43,5-47 μ). La garde est très épaisse et légèrement aplatie en face de la lame. Ventouses un peu ovalaires, 135-150 μ de \varnothing maximum. Ventouses et rostre sont souvent dans un même plan dans les scolex en place.

Organes mâles: trois testicules disposés en triangle. Poche du cirre: 135-152 \times 37-44 μ . Cirre inerme.

Organes femelles: ovaire très lobé, avec généralement trois lobes principaux. Vitellogène lobé. Réceptacle séminal atteignant largement le milieu du proglottis. Utérus bien lobé. Oeufs: 42-50 \times 33-36,5 μ . Oncosphères: 23,5-27 \times 20-23,5 μ . Crochets des oncosphères: 13 μ (latéraux étroits), 14-15 μ (latéraux larges), 15-16 μ (centraux).

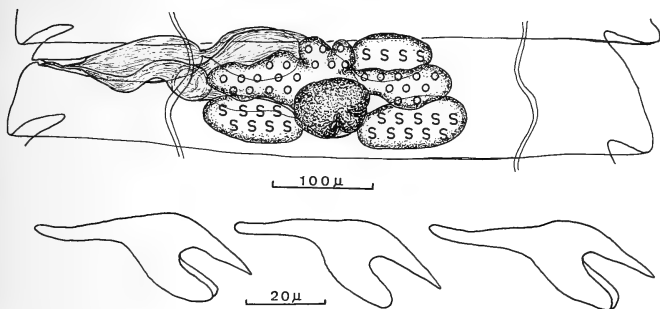


FIG. 25.

Hymenolepis lamtoensis Hunkeler, 1972.
Proglottis adulte et crochets.

Discussion: seuls 3 *Hymenolepis* d'Insectivores ont des crochets de taille comparable: *H. singularis* Cholodkowsky, 1912 n'a que 10 crochets, de même que *H. sengeri* Neiland, 1953. Ces deux espèces sont parasites de *Sorex* et il y a très peu de chance de les trouver chez une *Crocidura*. *H. khalili* Himy, 1936, parasite de *Crocidures* possède 32 à 34 crochets de 56-60 μ de forme très différente, de plus l'ovaire et l'utérus sont entiers chez cette espèce.

8. *Hymenolepis maclaudi* Joyeux et Baer, 1928

Synonymes: *Vampirolepis maclaudi* (Joyeux et Baer, 1928) Spassky, 1954

Hymenolepis dodecacantha Baer, 1925, *sensu* Baer, 1957

Hôtes et localités: *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (64/86), au Banco (1/1), à Lamto (1/7), Matongouine (8/11), Goboupleu (1/2), Fétékro (4/4), Komosso (1/1); *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (1/78).

Intensité d'infestation: de 1 à 500 Vers. Souvent 1 à 5 Vers, mais les infestations intenses sont fréquentes. Dans ce cas, il y a une limitation du nombre d'œufs: de nombreux Vers ont peu ou pas d'œufs mûrs.

Localisation intestinale: une partie des Vers est fixée juste après l'estomac, les autres sont répartis jusqu'au premier quart ou premier tiers de l'intestin, même en cas de forte infestation.

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté chez *C. flavescens* à Adiopodoumé).

Répartition: Dahomey, chez *Crocidura stampflii* Jentink (= *C. poensis* Fraser)

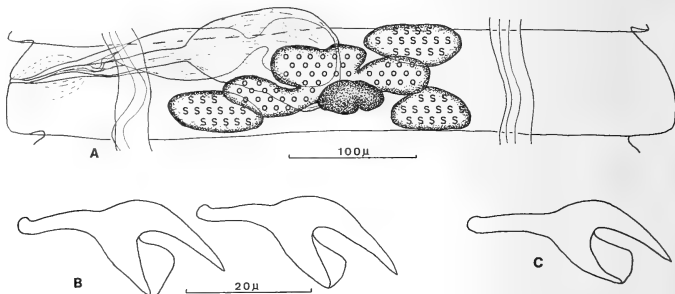


FIG. 26.

Hymenolepis maclaudi Joyeux et Baer, 1928.

A: Proglottis adulte. B: Crochets. C: Crochet du type.

(JOYEUX et BAER, 1928); Côte-d'Ivoire, chez *C. flavescens spurrelli* Thomas et *C. dolichura muricauda* (Miller) (BAER, 1957, *sub. nom. H. dodecacantha* Baer, 1925).

Description (fig. 26): longueur: 15-30 mm, largeur: 0,5-1 mm. Musculature longitudinale très fortement développée, environ 40 faisceaux sur la couche interne. L'atrium génital s'ouvre au milieu du bord du proglottis.

Scolex: 220-300 µ de large, 150-245 µ de long. Rostre: 60-90 × 60-97 µ, dans une gaine de 98-150 × 127-220 µ. 15 à 19 crochets (21 chez 2 individus) longs de 29-34 µ (base: 23,5-27 µ), la garde est aplatie transversalement et l'extrémité du manche élargie, souvent après une légère constriction. Ventouses: 73-97 µ de diamètre.

Organes mâles: trois testicules disposés en triangle. Poche du cirre: 100-200 × 29-43 µ. Cirre inerme. Petite vésicule séminale externe.

Organes femelles: ovaire divisé en trois lobes principaux, eux-mêmes parfois légèrement lobés. Vitellogène ovalaire, entier ou fortement lobé, quelquefois

chez le même individu. Enorme réceptacle séminal. Utérus d'abord lobé, puis sacciforme lorsqu'il est plein d'œufs mûrs. Œufs: $51-61 \times 44-47 \mu$. Oncosphères: $33-43 \times 28-37 \mu$. Crochets des oncosphères: $15,5-17 \mu$ (latéraux étroits), $16,5-18 \mu$ (latéraux larges), $17-18,5 \mu$ (centraux).

Discussion: l'examen du matériel type de *H. macclaudi* (2 Vers quelque peu macérés) nous permet de préciser la description originale: le rostre mesure $97 \times 104 \mu$ et porte une couronne de 18 à 19 crochets longs de $30-34 \mu$ (et non 23 crochets de 36μ). La garde est aplatie. L'anatomie correspond à celle que nous décrivons ci-dessus: testicules en triangle, ovaire trilobé, réceptacle séminal très gros. Le pore génital débouche au milieu du bord du proglottis. Notre matériel diffère uniquement par la forme du manche des crochets, qui est moins droit que chez le type, et par l'hôte. *H. chrysochloridis* Janicki, 1906 qui est armé de 16 à 18 crochets de 29μ se distingue de *H. macclaudi* par son ovaire presque entier et la petite taille des œufs (27μ), des oncosphères (18μ) et de la poche du cirre (81μ). *H. dodecacantha* Baer, 1925 n'a que 10 à 14 crochets à manche court. Le manche des crochets est également court chez *H. scalaris* (Dujardin, 1845).

9. *Hymenolepis mopoyemi* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crocidura theresae* Heim de Balsac.

Localité-type: environs de Mopoyem.

Matériel de description: 60 Vers provenant de 3 *C. theresae*.

Trouvé chez *Crocidura theresae* Heim de Balsac à Mopoyem (41/64), Duékoué (6/10), Kafiné (3/3); chez *C. flavescens spurrelli* Thomas à Mopoyem (2/5); chez *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (4/78), l'Anguédédou (2/7); chez *C. juvenetae* Heim de Balsac à Adiopodoumé (1/25).

Intensité d'infestation: de 1 à 12 Vers.

Localisation intestinale: dans les trois premiers quarts de l'intestin.

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté chez *C. theresae* à Mopoyem).

Description (fig. 27): longueur: 8-12 mm, largeur maximum: 0,8 mm. Musculature longitudinale très développée, environ 40 faisceaux sur la couche interne. Section des proglottis adultes presque circulaire. L'atrium génital s'ouvre au milieu du bord du proglottis.

Scolex: $180-200 \mu$ de \varnothing , $127-196 \mu$ de long. Rostre: $45-58 \times 46-65 \mu$, dans une gaine de $83-127 \times 107-170 \mu$. 10 à 11 crochets longs de $23,5-27 \mu$ (base: $18-21 \mu$). Garde aplatie transversalement. Ventouses: $60-73 \mu$ de \varnothing .

Organes mâles: trois testicules disposés en triangle, les deux antiporaux presque l'un derrière l'autre dans les Vers non contractés. Poche du cirre: $100-170 \times 34-48 \mu$. Cirre inerme.

Organes femelles: ovaire trilobé, les trois lobes principaux eux-mêmes légèrement lobés. Vitellogène lobé. Très gros réceptacle séminal. Utérus fortement lobé. Œufs: $50-55 \times 38-42,5 \mu$. Oncosphères: $23-28 \times 20-25 \mu$. Crochets des oncosphères: $11,5-13 \mu$ (latéraux étroits), $13,5-14,5 \mu$ (latéraux larges et centraux).

Discussion: ce Ver est très proche de *Hymenolepis scalaris* (Dujardin, 1845), mais les caractères suivants les séparent: *H. mopoyemi* possède 10 à 11 crochets

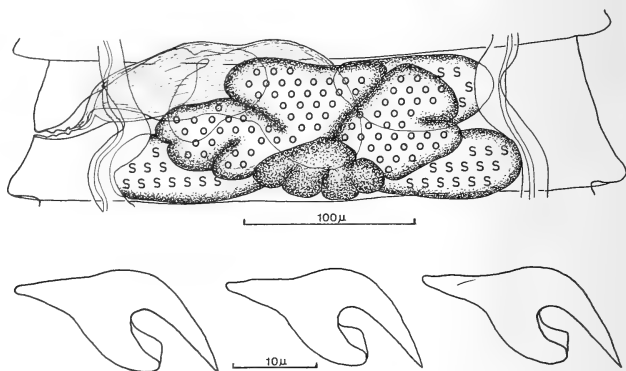


FIG. 27.

Hymenolepis mopoyemi Hunkeler, 1972.
Proglottis adulte et crochets.

longs de $23,5-27 \mu$ dont la lame continue le manche alors que *H. scalaris* a 12 à 14 crochets longs de $26-28 \mu$ dont la garde est bien marquée à la base. Les crochets des oncosphères mesurent $11,5-14,5 \mu$ chez *mopoyemi*, $16-17 \mu$ chez *scalaris*. La poche du cirre dépasse largement les vaisseaux excréteurs chez *mopoyemi*, les atteint juste chez *scalaris*. Nous avons obtenu facilement la larve cysticercoïde de *H. mopoyemi* chez *Tenebrio molitor* L. alors que VAUCHER (comm. pers.) n'a pas réussi cette infestation avec *H. scalaris*.

Les crochets de *H. dodecacantha* Baer, 1925 sont plus grands et ont également une lame séparée de la base du manche par un rétrécissement. On se rapportera à la discussion consacrée à cette dernière espèce pour le statut des formes proches (*H. loossi* Hilmy, 1936, *H. fülleborni* Hilmy, 1936). *H. gilloni* Hunkeler possède 14 à 17 crochets à manche plus long que ceux d'*H. mopoyemi*.

Cycle évolutif expérimental: l'infestation de *Tenebrio molitor* L. nous a permis d'obtenir de 5 à 75 larves cysticercoïdes typiques par ténébrion. Ces larves étaient déjà parfaitement formées au bout de 13 jours (à $25-26^\circ$). (Pl. I, fig. 9.)

Remarque: nous rapportons avec doute à *H. mopoyemi* une série de Vers qui proviennent parfois des mêmes localités que l'espèce type mais en diffèrent par le nombre et la taille des crochets. Ces Vers sont toujours en nombre réduit, ce qui rend leur étude difficile. Sauf à Lamto, où l'on en trouve jusqu'à 12, ces formes ont toujours un petit nombre de crochets (7 à 9, exceptionnellement 10). Sauf à Lamto également, la lame est relativement plus longue que chez le type: le rapport longueur totale/longueur de base est de 1,33 à 1,5, contre 1,31 pour le type et 1,31 à 1,36 à Lamto. Mis à part le matériel d'Ehania, l'anatomie et la

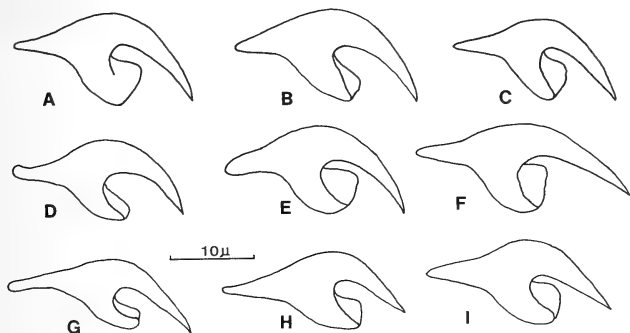


FIG. 28.

Hymenolepis aff. mopoyemi Hunkeler, 1972.

Crochets. A: Chez *Crocidura jouvenetae* à Adiopodoumé. B: Même hôte, au Banco. C: Même hôte, à Kafiné. D: Chez *C. sp.* à Taï. E: Chez *C. flavescens spurrelli* à Matongouine. F: Chez *C. sp.* à Ehania. G: Chez *C. lamottei* à Lamto. H: Chez *C. flavescens spurrelli* à Lamto. I: Chez *C. sp.* à Lamto.

taille des œufs, lorsque ceux-ci ont pu être mesurés, sont identiques à celles du type. Ces Vers proviennent des localités suivantes:

Adiopodoumé (chez *Crocidura jouvenetae* Heim de Balsac): 7 à 10 crochets longs de 21-23,5 μ (base: 15,5-18 μ). Fig. 28 A.

Au Banco (chez *C. jouvenetae*): 7 crochets de 23-24 μ (Fig. 28 B).

A Kafiné (chez *C. jouvenetae*): 8 crochets de 20-21 μ (base: 14 μ) (Fig. 28 C).

A Taï (chez *C. sp.*) et Matongouine (chez *C. flavescens spurrelli* Thomas): 7 à 10 crochets de 20-22 μ (base: 14,5-15,5 μ) (Fig. 28 D et E).

A Ehania (chez *C. sp.*): 7 à 8 crochets de 23-25 μ (base: 15,5-16,5 μ) (fig. 28 F). Les dimensions du scolex (118-123 × 87-107 μ) et celles des ventouses (43-46 μ) sont bien plus faibles que celles du type. Ce matériel était malheureusement très contracté et il était difficile d'en étudier l'anatomie.

A Lamto (chez *C. flavescens spurrelli* Thomas, *C. lamottei* Heim de Balsac, *C. sp.*): 10 à 12 crochets de 20,5-23 μ (base: 16-17 μ) (Fig. 28 G, H et I).

Bien que tous les hôtes ne soient pas identifiés, on peut déjà remarquer que ces variants sont toujours parasites de Crocidures qui hébergent rarement les Vers typiques. Notre matériel est malheureusement trop réduit pour nous permettre de voir si ces formes sont chacune limitée à un groupe d'espèces d'hôtes ou à une région géographique particulière.

10. *Hymenolepis multihami* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crociodura poensis pamela* Dollman.

Localité-type: Adiopodoumé.

Matériel de description: 18 Vers provenant de 2 *C. poensis*.

Trouvé chez *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (2/78); chez *C. jouvenetae* Heim de Balsac à Adiopodoumé (1/25); chez *C. theresae* Heim de Balsac à Komosso (1/3) et Kafiné (1/3).

Intensité d'infestation: 1, 1, 4, 8 et 15 Vers.

Localisation: au début de l'intestin. Dans un cas, une partie des scolex était fixée dans l'estomac.

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté à Adiopodoumé, chez *C. poensis*).

Description (fig. 29): longueur maximum: 60 mm, largeur maximum: 1 mm. Musculature extrêmement développée, la longitudinale en deux couches, avec environ quarante faisceaux sur la couche interne. Vaisseaux excréteurs longitudinaux entourés d'un manchon de cellules très chromophiles. Corpuscules calcaires abondants. Proglottis, surtout ceux qui sont gravides, fortement craspédotes. Le pore génital débouche au milieu du bord du proglottis.

Scolex: 465-490 μ de large, 390-415 μ de long. Rostre: 92-102 \times 110-120 μ , dans une gaine de 175-200 \times 255-295 μ . 42 à 49 crochets longs de 5-73 μ (base: 0-47 μ). Ces crochets, de taille et de forme diverses, sont disposés autour du rostre sur plusieurs niveaux, de façon à ce que toutes les pointes de lames se trouvent dans un même plan. Ventouses très musclées, inermes, de 148-183 μ de \varnothing .

Organes mâles: 3 testicules disposés en triangle, un central au-dessus de l'ovaire, un peu en avant de 2 latéraux, ou un poral et 2 antiporaux. Poche du cirre: 90-133 \times 24-36 μ . Cirre inerme.

Organes femelles: ovaire ovalaire, entier. Vitellogène ovale, entier situé derrière l'ovaire, en position centrale ou latérale (dans ce dernier cas, généralement antiporale). Réceptacle séminal atteignant le milieu du proglottis. Utérus petit, divisé en quelques gros lobes, n'occupant guère que la moitié de la largeur du proglottis. Œufs peu nombreux (15 à 30 par proglottis), mesurant 68-72 \times 57-62 μ .

Oncosphères: $35,5-43,5 \times 32-35,5 \mu$. Crochets des oncosphères: $19-21 \mu$ (latéraux étroits), $20-24 \mu$ (latéraux larges), $23-27 \mu$ (centraux).

Variations: dans le nord et le centre du pays (Kafiné, Komosso), il n'y a pas de crochets réduits à la seule lame. Les plus petits mesurent 12μ et les plus grands 77μ . Il peut y en avoir de 43 à 53. La figure 30 montre que la répartition des crochets en classes de taille est très variable. On peut seulement noter que les grands et les petits crochets sont les plus nombreux, mais les moyens restent toujours représentés.

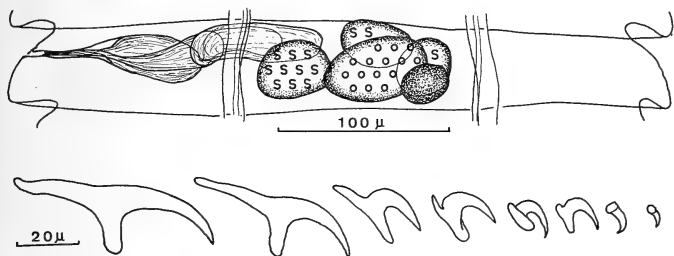


FIG. 29.

Hymenolepis multihami Hunkeler, 1972.

Proglottis adulte et crochets.

Discussion: les seuls Cestodes d'Insectivores qui aient trois testicules et des crochets insérés sur plusieurs rangs sont trois parasites de *Sorex* européens: *Hymenolepis spinusola* Cholodkowsky, 1906, qui n'a que 17 à 20 crochets de $26-38 \mu$, *Skrjabinacanthus diplocoronatus* Spassky et Morosov, 1959, et *S. jacutensis* Spassky et Morosov, 1959. Rappelons que ces deux auteurs avaient créé le genre *Skrjabinacanthus*, caractérisé par une double couronne de crochets, pour y placer ces deux espèces. En 1969, BRENDOW crée le genre *Pseudoparadilepis*, caractérisé également par une double couronne de crochets pour y placer *P. ankeli*. En 1971, VAUCHER retrouve *S. jacutensis* qu'il transfère dans le genre *Hymenolepis* et met *P. ankeli* en synonymie avec *H. jacutensis*. Il se fonde sur le fait que les crochets de cette espèce sont en réalité placés sur plusieurs niveaux différents tant sur le type de *P. ankeli* que sur la figure donnée par SPASSKY et MOROSOV dans la description originale de *H. jacutensis* (c'est également le cas chez *S. diplocoronatus* d'après le dessin qu'en donnent les auteurs russes et cette espèce devrait aussi, d'après nous, passer dans le genre *Hymenolepis*).

Par la forme et la disposition de ses crochets *H. multihami* rappelle surtout *H. jacutensis* mais de profondes différences anatomiques sépare notre matériel des

trois espèces européennes du groupe: *H. multihami* a un cirre inerme (armé chez les autres espèces), un ovaire entier (lobé), de même que le vitellogène (lobé, sauf chez *H. spinulosa*), un petit nombre d'œufs par proglottis et de gros crochets d'oncosphères (19-27 μ , contre 8-11 μ chez les espèces européennes). Chez les parasites de *Sorex* en cause, les plus petits crochets du rostre atteignent déjà 26 μ de long, contre 5-12 μ chez *H. multihami*.

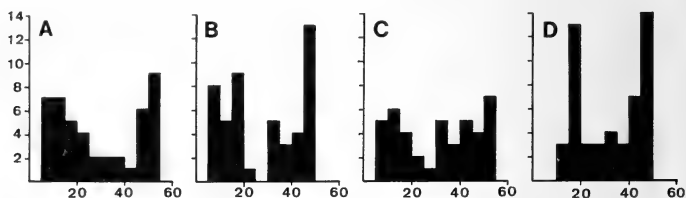


FIG. 30.

Hymenolepis multihami Hunkeler, 1972.

Répartition des crochets du rostre en classes de taille. A, B et C: 3 scolex provenant de *Crocidura poensis pamela* d'Adiopodoumé. D: 1 scolex provenant de *C. theresae* de Kafiné. En abscisse, taille des crochets en divisions micrométriques, en ordonnée, nombre de crochets.

11. *Hymenolepis nagaty* Hilmy, 1936

Synonyme: *Hilmylepis nagaty* (Hilmy, 1936) Skrjabin et Mathevossian, 1942.

Hôtes et localités: *Crocidura theresae* Heim de Balsac à Mopoyem (33/64), Duékoué (1/10), Komosso (2/3), Kafiné (3/3); *C. flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (2/86), Lamto (2/7); *C. odorata giffardi* Heim de Balsac à Mogtedo (2/5); *C. lamottei* Heim de Balsac à Kafiné (1/1); *C. sp.* à Lamto (1/2).

Intensité d'infestation: généralement 1 à 4 Vers, parfois 5 à 7, une seule fois plus (16 Vers).

Localisation intestinale: première moitié de l'intestin, qui n'est dépassée qu'en cas de forte infestation. Le plus souvent à la fin du premier tiers de l'intestin.

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté à Mopoyem, chez *C. theresae*).

Répartition: Liberia, chez *Crocidura* sp. (HILMY, 1936).

Congo-Kinshasa, chez *C. occidentalis kivu* Osgood (= *C. flavescens kivu*), *C. occidentalis sururæ* (Heller) (= *C. flavescens sururæ*), *C. turba tarella* Dollman (BAER, 1959).

Côte-d'Ivoire (HUNKELER, 1969 et présent travail).

Haute-Volta, Centrafrique, Nigeria (présent travail). Les Vers de Centrafrique proviennent de La Maboké et nous ont été remis par le Dr J. Cl. QUENTIN.

Le matériel du Nigeria (Adu) a été retrouvé dans la collection PEARSE déjà étudiée en partie par JOYEUX et BAER (1930). Dans les deux cas, les hôtes sont des *Crocidures* indéterminées.

Description (fig. 31): le tableau 6 résume les principales mesures de divers auteurs et de diverses provenances. Nos observations concordent avec la description originale, sauf sur les points suivants: l'ovaire est presque toujours trilobé sur notre matériel mais dans les Vers contractés le lobe central est rejeté sur l'un des lobes latéraux si bien que l'ovaire prend un aspect bilobé. HILMY, de même

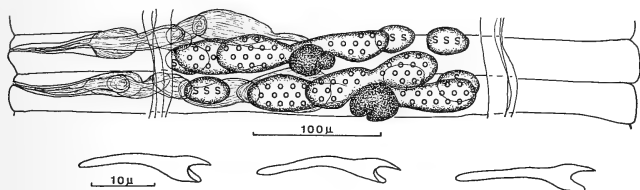


FIG. 31.

Hymenolepis nagaty Hilmy, 1936.
Proglottis adulte et crochets.

que BAER (1959), décrivent des œufs circulaires mais probablement à partir de préparations totales, nous avons en effet toujours vu des œufs bien ovalaires après réhydratation. Les testicules sont disposés en triangle, mais parfois la faible longueur du proglottis les ramène en ligne. Ajoutons que la musculature longitudinale se compose d'une couche externe d'environ 170 petits faisceaux relativement espacés alors que la couche interne comprend une centaine d'énormes faisceaux. Le vagin est très contourné. Les œufs mûrs sont évacués avant que les derniers proglottis ne se détachent du strobila si bien que les derniers segments sont vides ou contiennent de rares œufs. La deuxième couronne de crochets, observée une seule fois par HILMY, n'a jamais été retrouvée.

Discussion: comme JOYEUX et BAER (1950) l'avaient déjà remarqué lors de sa description *H. raillieti*, parasite de *Crocidura* d'Europe, est très proche d'*H. nagaty*. *H. prokopici* (Genov, 1970) lui ressemble beaucoup. Le tableau 7 compare les principaux caractères des trois espèces. *H. nagaty* a poussé à son maximum l'évolution conduisant à un énorme rostre accompagnée de la réduction de la taille des crochets. Il est intéressant de constater que *H. nagaty*, plus évolué, varie extrêmement peu dans toute son aire de répartition alors que *H. raillieti* a une marge de variation plus grande (les Vers décrits par VAUCHER, 1971, ont

TABLEAU 6

Auteur	BAER (1959)	Présent travail	Présent travail	Présent travail	Présent travail
Pays	Congo	Côte-d'Ivoire	Haute-Volta	Nigeria	Centrafrique
Hôte	<i>C. flavescens</i> , <i>C. turba</i>	<i>C. theresae</i>	<i>C. odorata</i>	<i>C. sp.</i>	<i>C. sp.</i>
Longueur	25 mm	15-20 mm	10 mm (immat.)	7 mm	12 mm
Largeur	1,5 mm	1-1,5 mm	1 mm	1 mm	1,5 mm
Scolex (ø)	730-780 µ	680-855 µ	930 µ	590-735 µ	840 µ
Crochets, nombre	100 à 110	85 à 115	80	—	—
Crochets, taille	19-22,5 µ	22-24 µ	21-23 µ	23,5-25 µ	22,5-23,5 µ
Rostre (ø)	730-780 µ	680-855 µ	930 µ	785 µ	830 µ
Ventouses	114-125 × 91-137 µ	125-145 × 110-135 µ	150-170 µ	107-122 × 93-112 µ	137-147 × 122-132 µ
Poche du cirre	92-112 × 28-30 µ	97-120 × 24-33 µ	114-120 × 21-27 µ	80-97 × 22-24 µ	97-133 × 27-29 µ
Œufs	40-43 µ	48-51 × 33-35 µ	—	—	—
Oncosphères	23 µ	25-31 × 21-27 µ	—	22-27 × 19-20 µ	29-33 × 22-26 µ
Crochets des onc.	—	13-16 µ	—	13,5-14,5 µ	14-15 µ

TABLEAU 7

	<i>H. nagatyi</i>	<i>H. raillieti</i>	<i>H. prokopici</i>
Rostre	en dôme	en coussinet	en coussinet
□ du rostre	600-930 μ	240-450 μ	291-422 μ
Crochets, nombre	85 à 115	88 (et plus ?)	60 à 64
Crochets, taille	19-25 μ	32-44 μ	37-41 μ
Testicules	en triangle ou en ligne	en triangle ou en ligne	en triangle
Ovaire	trilobé	trilobé *	lobé
Vitellogène	lobé	lobé *	?
Utérus	sacciforme	sacciforme	—
Faisceaux musculaires internes	env. 100	70 à 80	—
Faisceaux musculaires externes	env. 170	154 à 160	—
Proglottis	extrêmement courts et larges	très courts et larges	très courts et larges

(* Revu sur le type.)

un rostre plus petit ainsi que des crochets plus grands et un peu différents de ceux du matériel type. *H. raillieti* est très rare et localisée uniquement en Europe de l'Ouest (France, Allemagne, Espagne, VAUCHER 1971 et comm. pers.). *H. prokopici* n'a été trouvé qu'en Bulgarie.

Fixation du scolex dans la muqueuse intestinale de l'hôte: nous avons déjà attiré l'attention sur le mode particulier de fixation (HUNKELER, 1969). L'examen de nouveaux matériaux nous permet d'ajouter ceci: le rostre adulte en place est complètement entouré d'une mince couche de deux ou trois assises de fibrocytes de l'hôte. En avant, il touche la musculature intestinale et est entouré sur les côtés et en arrière par la muqueuse et la sous-muqueuse. La réaction de l'hôte est très discrète. Elle est plus marquée lors de la fixation du scolex. On remarque alors quelques histiocytes et leucocytes, des capillaires dilatés et des fibroblastes. La muqueuse se nécrose autour du jeune scolex.

Cycle évolutif: nous avons répété sans difficulté l'infestation expérimentale de *Tenebrio molitor* L. que nous avons déjà décrite (HUNKELER, 1969). Nous

pouvons préciser que l'invagination de la partie antérieure de la larve se fait avant la différenciation des ventouses et du rostre, et non après comme nous l'avons écrit. Les larves jeunes placées dans un liquide physiologique (Ringer) s'évaginrent très rapidement, ce qui nous avait fait croire à une invagination plus tardive.

12. *Hymenolepis vaucheri* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas.

Localité-type: Adiopodoumé.

Matériel de description: nombreux Vers provenant de 5 *C. flavescens* d'Adiopodoumé.

Trouvé chez *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (30/86), Mopoyem (1/5), l'Anguédédou (1/5), Matongouine (4/11), Goboupleu (1/2), Taï (1/1), Lamto (4/7), Fétékro (3/4); chez *C. theresae* Heim de Balsac à Mopoyem (6/64), Duékoué (1/10); chez *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (3/78); chez *C. jouvenetae* Heim de Balsac à Adiopodoumé (7/25), Kafiné (1/2); chez *C. lamottei* Heim de Balsac à Kafiné (1/1), Niangoloko (1/1); chez *C. odorata giffardi* à Mogtedo (4/5); chez *C. sp.* à Goboupleu (1/2), Ehania (1/3), Lamto (1/2).

Intensité d'infestation: très variable, souvent 1 à 5 Vers, mais parfois plusieurs centaines, surtout chez *C. flavescens* et *C. odorata*. Ne dépasse généralement pas 10 chez les autres espèces d'hôtes.

Localisation: 3 derniers quarts de l'intestin.

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté à Adiopodoumé, chez *C. flavescens* et à Kafiné, chez *C. lamottei*).

Description (fig. 32): longueur: 4-7 mm, largeur: 0,23-0,50 mm. Musculature longitudinale composée d'une couche externe de très nombreux petits faisceaux et d'une couche interne d'une vingtaine de faisceaux un peu plus gros. Les proglottis mûrs sont presque carrés alors que les autres sont plus larges que longs. L'atrium génital s'ouvre au milieu du bord du proglottis.

Scolex: 140-220 μ de large, 135-200 μ de long. Rostre: 53-72 \times 58-92 μ , dans une gaine de 73-87 \times 120-158 μ . 19 à 25 crochets longs de 20-22,5 μ (base: 18-20 μ). Ventouses: 52-67 μ de \varnothing . Le rostre rétracté est généralement creusé d'une dépression centrale et les crochets restent placés au bord de cette dépression. Lorsque le scolex est en place dans l'intestin, le rostre s'élargit énormément en forme de dôme, ce qui assure une meilleure fixation. Les crochets se trouvent alors placés bas sur le rostre.

Organes mâles: 3 testicules disposés en ligne, très en arrière du proglottis, avec soit un testicule central et 2 latéraux, soit un testicule poral et 2 antiporaux. Poche du cirre: 73-97 \times 19-24 μ . Cirre inerme.

Organes femelles: ovaire petit, lobé, plus ou moins en éventail quelquefois. Vitellogène arrondi, peu ou pas lobé. Réceptacle séminal dépassant le milieu du proglottis. Utérus à paroi épaisse, d'abord séparé en deux par le reste de l'appareil génital femelle, puis lobé. Il finit par remplir tout le segment, puis se vide par déchirure avant que les proglottis gravides ne se détachent du strobila. On trouve donc très souvent plusieurs proglottis vides ou ne contenant que quelques œufs

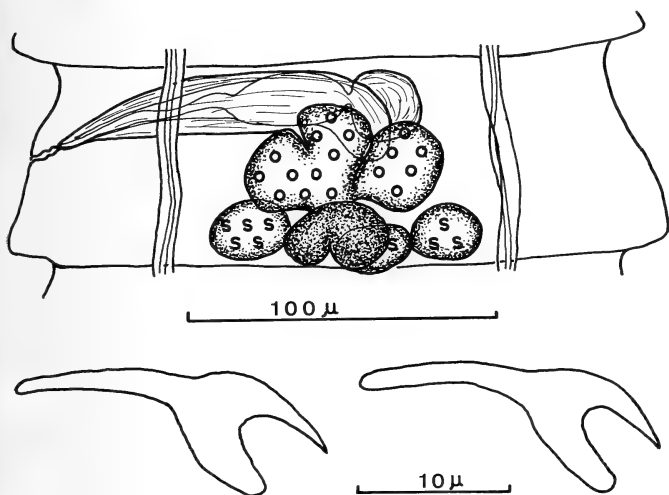


FIG. 32.

Hymenolepis vaucheri Hunkeler, 1972.
Proglottis adulte et crochets.

vers l'extrémité du Ver. Œufs: $45-49 \times 35-38 \mu$. L'embryophore a une paroi épaisse munie de 2 papilles polaires d'où se détachent plusieurs filaments. Oncosphères: $10,5-11,5 \mu$ (latéraux étroits), $11,5-13,5 \mu$ (latéraux larges), $13-13,5 \mu$ (centraux).

Variations: les dimensions restent bien constantes dans toute l'aire de répartition de l'espèce. Les variations les plus importantes concernent le matériel de Mogtado, chez *C. odorata* (26 crochets de $18-19 \mu$) et de Taï, chez *C. flavescens* (25 à 27 crochets de $18-19,5 \mu$). Toutefois, la longueur totale est toujours plus faible chez les hôtes autres que *C. flavescens* ou *C. odorata* et varie entre 1,5 et 3 mm, exceptionnellement 4 mm.

Discussion: *H. vaucheri* est le seul *Hymenolepis* de *Crocidura* à avoir les testicules en ligne. C'est aussi le seul *Hymenolepis* d'Insectivore qui ait des œufs munis de filaments polaires. Ces deux caractères, joints à la structure particulière du rostre différencie immédiatement *H. vaucheri* des autres parasites de Soricidae et le rapproche plutôt d'un parasite de Rongeurs: *H. fraterna* (Stiles, 1906).

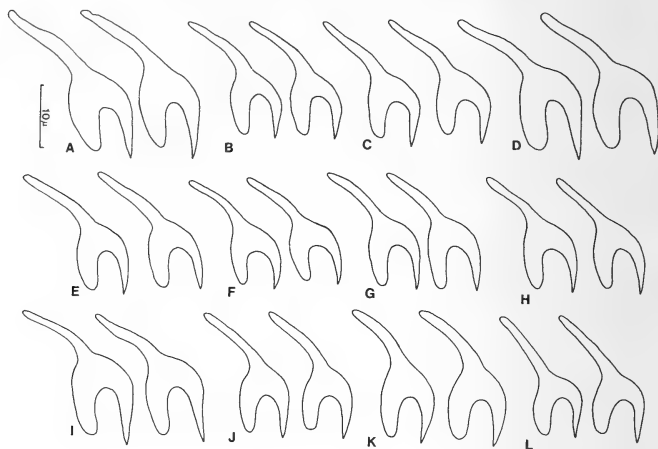


FIG. 33.

A-J: *Hymenolepis* aff. *pseudofurcata* Vaucher, 1971. Crochets.

A et B: Chez *Crocidura flavescens spurrelli* à Adiopodoumé. C et D: Chez *C. theresae* à Mopoyem. E: Chez *C. theresae* à Duékoué. F: Chez *C. sp.* à Taï. G: Chez *C. flavescens spurrelli* à Komosso. H et I: Chez *C. theresae* à Kafiné. J: Chez *C. flavescens spurrelli* à Matongouine. K: *Hymenolepis pseudofurcata* Vaucher, 1971. Crochets du type (chez *C. sp.* au Congo). L: *Hymenolepis tiara* (Dujardin, 1845). Crochets (chez *C. russula* à Boudry, Suisse).

13. *Hymenolepis* spp., aff. *pseudofurcata* Vaucher, 1971

Hôtes et localités: *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (34/86), l'Anguédédou (2/5), Mopoyem (1/5), Lamto (3/7), Fétékro (2/4), Komosso (1/1), Matongouine (3/13); *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (14/78), l'Anguédédou (2/7); *C. juvenetae* Heim de Balsac à Adiopodoumé (4/25), Kafiné (1/2); *C. theresae* Heim de Balsac à Mopoyem (35/64), Duékoué (5/10), Komosso (1/3), Kafiné (1/3); *C. lamottei* Heim de Balsac à Kafiné (1/1); *C. sp.* à Adiopodoumé (1/9), Taï (2/3), Kafiné (2/4).

Nombre chromosomique: $2n = 12$ chez de nombreux spécimens d'Adiopodoumé, de Mopoyem, de Kafiné.

TABLEAU 8

Hôte	<i>C. the- resae</i>	<i>C. the- resae</i>	<i>C. fla- vescens</i>	<i>C. sp.</i>	<i>C. the- resae</i>	<i>C. the- resae</i>	<i>C. the- resae</i>	<i>C. fla- vescens</i>	<i>C. fla- vescens</i>	<i>C. sp.</i>	<i>C. spp.</i>
Localité	Mopoyem	Mopoyem	Mopoyem	Tai	Kafiné	Kafiné	Kafiné	Duékoué	Adiopo- douné	Congo <i>H. pseudo- furcata</i>	Europe <i>H. tiara</i>
Longueur totale	3,5 mm	3 mm	15 mm	3 mm	3-4 mm	1,7 mm	4,5 mm	13 mm	15-25 mm	—	6 mm
Scolex, Ø	170-215 µ	176-196 µ	196-206 µ	117-132 µ	(140 µ)	170-176 µ	170-190 µ	200-225 µ	210-230 µ	210 µ	132-210 µ
Rostre	55-72 × 53-68 µ	65-72 × 44-60 µ	65-84 × 65-73 µ	46-56 × 53-51 µ	—	—	65-75 × 56-64 µ	62-67 × 53-60 µ	87-95 × 83-95 µ	110 µ	55-68 × 30-45 µ
Ventouses	58-70 µ	58-61 µ	44-63 µ	44-53 µ	—	45-65 µ	58-67 µ	62-67 µ	73-83 µ	80 µ	48-73 × 41-61 µ
Crochets, nombre	25-31	28-30	26-31	25-26	25-30	24-26	27-29	27-28	30-31	28	28-36
Crochets, taille	26-31 µ	24-25,5 µ	25-26 µ	21-24,5 µ	27-28 µ	18,5-22 µ	24-25 µ	23-24 µ	29-30 µ	26-28 µ	17-23 µ
Poche du cirre	73-104 × 21-25 µ	80-100 × 21-23 µ	97-109 × 22-24 µ	63-73 × 15-17 µ	86-93 × 16-19 µ	73-80 µ 17-19 µ	88-95 µ 20-23 µ	93-100 × 20-22 µ	110-150 × 22-24 µ	75-85 × 22 µ	58-70 × 16-20 µ
Oncosphères	19-23 × 18-20 µ	18-21 × 15-18 µ	20-25 × 15-18 µ	20-23 × 15 µ	18-19 × 15-17 µ	—	16-19 × 14-17 µ	18-19 × 12-13 µ	23-25 × 18-19 µ	—	24-26 × 14-18 µ
Onc., crochets	10-13,5 µ	env. 13 µ	env. 12 µ	env. 13 µ	12-13 µ	—	12-13 µ	12-13 µ	14-15 µ	—	11-12 µ

Description: le tableau 8 donne les dimensions de Vers provenant de divers hôtes et de divers endroits. La figure 33 montre divers crochets. Les caractères constants sont la forme des crochets, qui ressemblent à ceux d'*H. tiara* (Dujardin, 1845) et sont au nombre de 24 à 31, l'ovaire peu ou pas lobé, la taille des crochets d'oncosphères. Les testicules sont fondamentalement en triangle mais se trouvent parfois ramenés en ligne par la faible longueur des proglottis. Dans la majorité des cas, ces derniers sont courts et larges. Les derniers se vident de leurs œufs avant de se détacher du strobila.

Discussion: rappelons que *Hymenolepis pseudofurcata* Vaucher, 1971, provient d'une Musaraigne congolaise chez qui il avait été décrit sous le nom de *H. furcata* (Stieda, 1862) par BAER (1925). *H. tiara*, proche de cette espèce, parasite surtout des Crocidures européennes. Il a été signalé en Afrique par HILMY (1936) au Liberia et par BAER (1959) au Congo-Kinshasa.

Nous renonçons à rapporter nos spécimens à l'une ou à l'autre de ces deux espèces, ou à en décrire de nouvelles car nous sommes, en Côte-d'Ivoire, en face d'un ensemble de formes dont les extrêmes sont distincts et reconnaissables mais un tel foisonnement d'intermédiaires les réunit qu'il nous semble illusoire de vouloir les séparer en plusieurs *taxa* selon les critères systématiques habituels. Il s'agit certainement de plusieurs espèces puisque l'on trouve des Vers armés de crochets très différents dans le même hôte.

b. Sous-famille Pseudhymenolepidinae Joyeux et Baer, 1935

1. *Pseudhymenolepis eburnea eburnea* Hunkeler, 1970

Hôtes et localités: *Crocidura theresae* Heim de Balsac à Mopoyem (22/64), Lamto (1/4), Duékoué (2/10); *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (3/78), l'Anguédédou (3/7); *C. flavescens spurrelli* Thomas à Mopoyem (1/5); Lamto (2/7).

Nombre chromosomique: $2n = 6$ (compté chez 2 *C. theresae* de Mopoyem et chez 2 *C. poensis* d'Adiopodoumé).

Localisation intestinale: les scolex se fixent dans le premier quart de l'intestin, les proglottis tout le long de celui-ci, avec un gradient de maturité entre le pyllore et le rectum.

Intensité d'infestation: elle est difficile à définir. Il y a de 0 à 10 scolex (une seule fois plus de 100) et les proglottis sont fréquemment peu nombreux. Il y a souvent uniquement des proglottis gravides, ou quelques proglottis gravides et des scolex provenant certainement d'une nouvelle infestation. Cela nous fait penser que la vitesse de renouvellement de cette espèce est élevée; cette idée

est corroborée par le fait que nous n'avons jamais trouvé *P. eburnea eburnea* seul, mais toujours en compagnie d'autres Cestodes, ce qui peut être dû à une courte durée de vie qui diminue les chances de trouver un Cestode isolé.

Description: le tableau 9 montre que cette espèce varie très peu dans toute son aire de répartition. Nous avons revu les mesures des crochets d'oncosphères et précisons encore que l'on voit souvent le vitellogène en position centrale et entouré, sauf du côté de l'ovaire, par les testicules. Il n'est donc pas toujours situé entre le lobe antiporal de l'ovaire et les testicules, comme nous l'avions écrit dans la description originale.

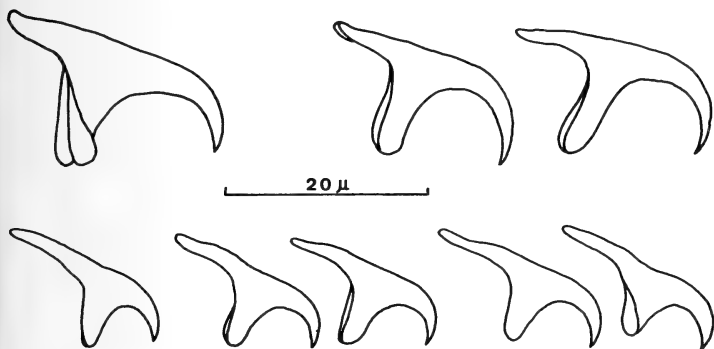


FIG. 34.

Pseudhymenolepis. Crochets.

En haut, à gauche: *P. eburnea eburnea* Hunkeler, 1970 (chez *Crocidura poensis pamela* à Adiopodoumé). En haut, à droite: *P. eburnea ebriensis* Hunkeler, 1972 (chez *C. juvenetae ebriensis* à Adiopodoumé). En bas, à gauche: *P. papillosa* Hunkeler, 1970 (chez *C. flavescens spurrelli* à Adiopodoumé). En bas, au milieu: *P. sp.* (chez *C. sp.* à Ehania). En bas, à droite: *P. sp.* (chez *C. sp.* à Tai).

2. *Pseudhymenolepis eburnea ebriensis* Hunkeler, 1972

Hôte: *Crocidura juvenetae ebriensis* Heim de Balsac et Aellen.

Localité-type: Adiopodoumé.

Matériel de description: scolex et proglottis provenant de 2 *C. juvenetae*.

Trouvé chez *C. juvenetae ebriensis* à Adiopodoumé (6/25).

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté une fois à Adiopodoumé).

Description: se distingue de l'espèce type par (tableau 9) ses crochets plus nombreux, plus grêles et dont la lame est très recourbée (fig. 34 B), la taille des

TABLEAU 9

Hôte	<i>C. theresae</i>	<i>C. theresae</i> <i>C. flavescens</i>	<i>C. poensis</i>	<i>C. juvenetae</i>
Station	Mopoyem	Lamto	Adiopodoumé Anguédédou	Adiopodoumé
Sous-espèce	<i>eburnea</i>	<i>eburnea</i>	<i>eburnea</i>	<i>ebriensis</i>
Scolex (∅)	136-141 μ	92-118 μ	145-158 μ	102-109 μ
Rostre (∅ × longueur)	33-35 × 42-62 μ	31 × 62 μ	47-49 × 59-67 μ	36-39 × 48-53 μ
Ventouses	45-50 × 37-43 μ	45-53 × 33-47 μ	49-57 × 45-53 μ	39-41 μ
Crochets, nombre	11 à 13	8 à 13	12 à 13	15 à 16
Crochets, longueur totale	21-25 μ	24-26 μ	23,5-26 μ	21,5-23,5 μ
Crochets, longueur de base	15-18 μ	17-18 μ	18-19 μ	14-16,5 μ
Poche du cirre	73-84 × 19-23 μ	60-65 × 21-24 μ	60-83 × 18-25 μ	60-77 × 16-18 μ
Capsules, nombre	74 à 105	50 à 90	75 à 100	70 à 96
Capsules, taille	37-46 × 30-35 μ	45-50 × 35-41 μ	41-51 × 30-38 μ	37-41 × 32-35 μ
Oncosphères	28-32 × 19-23 μ	23-27 × 18-20 μ	23-30 × 20-23 μ	23-28 × 20-21 μ
Oncosphères, crochets latéraux étroits latéraux larges centraux	14-15 μ 15,5-16 μ 17-18 μ	12,5-13 μ 15-15,5 μ 17-18,5 μ	13,5-14,5 μ 15,5-16 μ 17,5-19 μ	12,5-13 μ 14,5-15,5 μ 15,5-16 μ
Proglottis adultes, taille	310-435 × 180-220 μ	350-580 × 120-220 μ	440-540 × 200-250 μ	300-340 × 130-160 μ
Proglottis gravides, taille	1200-1400 × 300-500 μ	1100-1200 × 400-600 μ	900-1300 × 500-600 μ	540-830 × 270-450 μ

crochets d'oncosphères (les centraux dépassant à peine les latéraux alors qu'ils les dépassent nettement chez l'espèce type) et la plus petite taille des proglottis. De plus *P. eburnea ebriensis* est strictement inféodé à *C. juvenetae ebriensis* et possède 12 chromosomes (l'espèce type en a 6).

3. *Pseudhymenolepis papillosa* Hunkeler, 1970

Hôtes et localités: chez *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (12/86), Fétékro (4/4), Komosso (1/1), Matongouine (2/11), Goboupleu (1/2); chez *C. juvenetae ebriensis* Heim de Balsac et Aellen à Adiopodoumé (5/25); chez *C. poensis pamela* Dollman à Adiopodoumé (1/78).

Nombre chromosomique: $2n = 12$ (compté chez *C. flavescens* à Adiopodoumé et Fétékro).

Intensité d'infestation: très variable. Les scolex sont très rares (absents, ou au nombre de 1 à 2, une seule fois 7). Il y a parfois peu de proglottis, qui sont alors généralement gravides, mais les infestations extrêmement intenses sont fréquentes et s'expliquent par la division des proglottis déjà détachés du scolex. Chez *C. poensis* et *C. juvenetae* et à une exception près, nous n'avons toujours trouvé que quelques proglottis.

Description: le tableau 10 résume les principales dimensions. Précisons que, malgré son nom, cette espèce a une cuticule recouverte de villosités plutôt que de papilles.

4. *Pseudhymenolepis* spp.

A Taï, chez *Crocidura* sp. (tableau 10, fig. 34 E). Scolex minuscule, ventouses petites, cuticule recouverte de villosités. Matériel trop rare pour lui donner un statut taxonomique, en tout cas groupe *papillosa*.

A Ehania, chez *C. juvenetae* Heim de Balsac et *C. sp.* (tableau 10, fig. 34 D) Scolex non mesuré, sinon mêmes remarques que ci-dessus.

A Kafiné, chez *C. lamottei* Heim de Balsac et *C. sp.* Proglottis sans scolex, appartenant aux groupes *eburnea* et *papillosa*.

Les *Pseudhymenolepis*, discussion

Le nombre de chromosomes (12) trouvé chez *P. papillosa* et chez *P. eburnea ebriensis* (Pl. I, fig. 2-6) correspond au chiffre généralement trouvé chez les Hymenolepididae. En revanche, nous ne pouvons pas expliquer de manière satisfaisante la présence de six chromosomes seulement chez *P. eburnea eburnea*. Il n'est pas exclu que cette sous-espèce soit haploïde car nous n'avons jamais trouvé de figure

TABLEAU 10

Hôte	<i>C. flavescentis</i>	<i>C. juvenetae</i>	<i>C. flavescentis</i>	<i>C. flavescentis</i>	<i>C. juvenetae</i> , <i>C. sp.</i>	<i>C. sp.</i>
Station	Adiopodoumé	Adiopodoumé	Fétékro	Matongouine	Tai	Ehania
Espèce	<i>P. papillosa</i>	<i>P. papillosa</i>	<i>P. papillosa</i>	<i>P. papillosa</i>	<i>P. sp.</i>	<i>P. sp.</i>
Scolex (Ø)	147-160 µ	104-112 µ	120-145 µ	—	60 µ	—
Rostre (Ø × longueur)	43-47 × 47-54 µ	41-47 × 41-47 µ	55-60 × 75-77 µ	—	60 × 53 µ	—
Ventouses	53-57 × 46-53 µ	39-50 × 35-42 µ	43-47 × 39-41 µ	—	26-27 × 23-26 µ	—
Crochets, nombre	19 à 22	20	18 à 21	—	12 à 13	13
Crochets, taille	17,5-18,5 µ	18-19 µ	17,5-18,5 µ	—	18-19 µ	16,5-17,5 µ
Crochets, base	14-15,5 µ	14-15 µ	13,5-14 µ	—	12,5-14 µ	12-12,5 µ
Poche du cirre	73-90 × 22-25 µ	53-65 × 18-19 µ	70-95 × 21-24 µ	60-83 × 21-24 µ	41-53 × 15-19 µ	56-65 × 19-20 µ
Capsules, nombre	33 à 40	50 à 55	25 à 45	41 à 47	40 à 55	44 à 62
Capsules, taille	32-36 × 37-41 µ	—	42-45 × 36-41 µ	—	—	—
Oncosphères	23-25 × 19-22 µ	21-22,5 × 16,5-17 µ	20-21 × 16-18 µ	20-21 × 16-18 µ	20-27 × 15-18 µ	(19-20 × 14-15 µ)
Crochets des onc. latéraux étroits	10-11 µ	10,5-11,5 µ	11-11,5 µ	11,5 µ	11,5 µ	10,5-11 µ
latéraux larges	12-12,5 µ	12-12,5 µ	12,5-13 µ	12,5 µ	12,5-13 µ	12-12,5 µ
centraux	14,5-15 µ	13-14,5 µ	15,5 µ	15-15,5 µ	14,5-15 µ	13-14 µ
Proglottis adultes, taille	435-488 × 288-242 µ	250-300 × 120-150 µ	450-700 × 170-225 µ	490-640 × 170-210 µ	220-490 × 100-150 µ	360 × 98-107 µ
Proglottis gravides, taille	700-800 × 300-350 µ	600-800 × 300 µ	700-900 × 250-300 µ	700-900 × 200-300 µ	800-1000 × 300-325 µ	500-800 × 200-250 µ

typique de méiose dans l'ovaire et il semble que les divisions réductionnelles dans les testicules soient anormales. Elles sont en effet caractérisées par de très nombreuses figures en anneaux. Mais la petitesse des chromosomes et la difficulté de voir leur centromère dans les divisions mitotiques ne permet pas de distinguer de façon certaine si l'on a affaire à six éléments distincts ou à trois paires. L'étude de l'espèce européenne (*P. redonica* Joyeux et Baer, 1935) nous permettra peut-être de clarifier le problème.

Les figures 7 et 8 de la Planche I montrent la formation de capsules ovifères photographiées sur le vivant chez *P. e. eburnea*. L'utérus, d'abord sacciforme, se lobe de plus en plus, puis des groupes d'œufs se trouvent isolés par la fermeture d'un lobe ou d'un tronçon de lobe. Le mécanisme continue jusqu'à ce que chaque œuf soit entouré complètement par la paroi de l'utérus qui forme la capsule. Celle-ci reste très mince (une seule assise cellulaire) et la paroi de l'œuf y est accolée.

Les vaisseaux excréteurs (toujours une seule paire) débouchent dans un pore excréteur postérieur. Il y a parfois un pore par canal dans les proglottis très jeunes, mais rapidement un pore unique se forme pour les deux canaux. Chez *P. papillosa* le pore est grand et les vaisseaux restent très minces à l'endroit où ils se rejoignent. La paroi des deux canaux réunis fait parfois saillie à l'extérieur. Chez *P. e. eburnea*, les vaisseaux s'élargissent considérablement vers l'arrière et le pore excréteur est très fin. Chez les deux espèces nous avons observé que les conduits excréteurs s'abouchaient l'un à l'autre à l'avant du proglottis mûr. Cela prouve qu'ils sont parfaitement fonctionnels et montre que les proglottis détachés du scolex représentent de véritables unités indépendantes. Ils assurent leur fixation en s'insérant entre les villosités de la muqueuse intestinale de l'hôte. Le déplacement des proglottis se fait toujours vers l'avant bien que la croissance soit inversée chez *P. papillosa* (les proglottis antérieurs sont plus avancés que les postérieurs dans les groupes détachés du scolex).

La fixation du scolex, au moins chez *P. eburnea*, se fait entre deux villosités intestinales, à leur point de rencontre. Les crochets sont plantés dans la muqueuse sans qu'il y ait pincement de celle-ci entre les crochets et la gaine du rostre. Les ventouses sont fonctionnelles. Dans le cas que nous avons examiné la réaction de l'hôte était insignifiante mais il pouvait s'agir d'une infestation très récente.

Le parenchyme est très différent dans les deux espèces: chez *P. eburnea* il est dense, avec de nombreux noyaux. Chez *P. papillosa* il y a très peu de noyaux et il est bourré de gouttelettes lipidiques (qui se colorent intensément par le rouge Soudan) rendant l'observation difficile sur le vivant. Les préparations cytologiques de *P. papillosa* montrent très peu de divisions dans le parenchyme, même chez les proglottis jeunes alors que chez *P. eburnea* l'activité mitotique est intense. Il y a peut-être une relation entre le métabolisme de l'hôte et celui du parasite. En effet, *P. papillosa* se trouve presque toujours chez *C. flavescens* alors que l'autre espèce

parasite des *Crocidures* plus petites, à métabolisme plus élevé (HUNKELER et HUNKELER, 1970). On remarquera dans le tableau 10 que le nombre de capsules pour *P. papillosa* est de 25 à 45 chez l'hôte typique (*C. flavescens*) et de 50 à 55 chez *C. juvenetae* qui a un métabolisme plus élevé.

Pseudhymenolepis redonica Joyeux et Baer, 1935 est limité à la France, la Suisse, la Sardaigne, l'Espagne (VAUCHER, 1971 et comm. pers.). QUENTIN et BEAUCOURNU (1966) ont trouvé sa larve chez des Siphonaptères. DOLLFUS (1962) a rapporté à *P. redonica* des proglottis, sans scolex, trouvé chez *Crocidura russula* (Herman) au Maroc. S'il s'agit bien d'un *Pseudhymenolepis*, nous ne pensons pas qu'il soit possible de déterminer l'espèce en l'absence de crochets, surtout que certains caractères, le nombre de capsules en particulier (60 comptées sur le dessin donné par Dollfus, contre une quarantaine chez *P. redonica*) diffèrent de ceux du type. Mais cette découverte permet de penser que le genre est bien répandu en Afrique du Nord et de l'Ouest et dans le sud-ouest de l'Europe. Il est intéressant de voir la remarquable réussite évolutive de ce groupe strictement lié au genre *Crocidura*, en Afrique de l'Ouest où une spéciation ou sous-spéciation se remarque déjà au niveau de certains hôtes. Son absence, jusqu'ici, du bloc congolais, seul point africain qui permette une comparaison grâce à la série d'*Insectivores* examinés au point de vue parasitologique est également intéressante.

Pseudhymenolepis eisenbergi Crusz et Sanmugasunderam, 1971, décrit chez *Suncus murinus montanus* (Kelaart) à Ceylan et localisé dans l'estomac de son hôte possède deux paires de canaux excréteurs et ne présente pas un développement hyperapolytique. Nous avons des doutes sur son appartenance au genre *Pseudhymenolepis*.

B. FAMILLE MESOCESTOIDIDAE Perrier, 1897

1. Larves *Tetrathyridium*

Hôtes et localités: chez *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé (1/86), Komosso (1/1), Matongouine (4/11); chez *C. bottegi eburnea* Heim de Balsac à Goboupleu (1/1); chez *C. poensis pamela* Dollman à Matongouine (1/1), l'Anguédédou (1/7); chez *C. theresae* Heim de Balsac à Komosso (2/3); chez *C. odorata giffardi* Heim de Balsac à Mogtedo (1/5).

Ces larves étaient fixées au mésentère près de l'estomac de l'hôte. Elles étaient au nombre de 1 à 5 et chacune était isolée dans une capsule fibreuse due à la réaction de l'hôte. Comme la taille des ventouses varie entre 35 et 70 μ de \varnothing maximum, il est possible que plusieurs espèces soient représentées. L'adulte correspond à un *Mesocestoides* parasite de Carnivores ou d'Oiseaux rapaces et il n'est pas possible de déterminer la larve seule.

Des *Tetrathyridium* ont déjà été signalées chez des Insectivores. Bien connues chez les Hérissons (DOLLFUS, 1954), elles ont aussi été trouvées chez des *Crocidura*: en Tunisie (JOYEUX et BAER, 1936) et en Sardaigne (VAUCHER, 1971).

C. INFESTATIONS ACCIDENTELLES

(par des Cestodes ne parasitant normalement pas les *Crocidures*)

Hymenolepis pearsei Joyeux et Baer, 1930

Un Ver sans trace encore de segmentation chez une *Crocidura flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé. Parasite normal de Rongeurs des genres *Hybomys* et *Malacomys*.

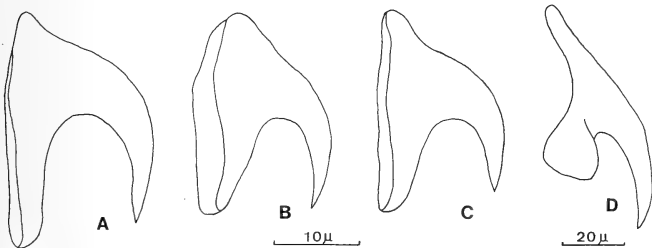


FIG. 35.

Crochets de Cestodes immatures trouvés chez *Crocidura flavescens spurrelli* (infestations probablement accidentelles).

A: à Bakanou. B: à Adiopodoumé. C: à Matongouine. D: à l'Anguédédou.

Raillietina (R.) *baeri* Meggitt et Subramanian, 1927.

Une fois 2 Vers, une fois 1 Ver chez *C. flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé. Deux de ces Vers atteignaient une longueur de 25-35 mm. Les organes génitaux étaient bien développés, mais stériles. Il est possible que les hôtes se soient infestés en mangeant une *Mus* (*Leggada*) ou un jeune *Praomys* ou *Mastomys* parasité. *R. baeri* est connu pour son grand pouvoir d'adaptation puisqu'il parasite de nombreux genres de Muridae. Cela peut expliquer sa survie dans un intestin de Musaraigne.

Oochoristica sp.

Deux fois 1 Ver, une fois 8 Vers chez *C. flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé. Chez quelques Cestodes les testicules et l'ovaire étaient bien visibles.

Hymenolepididae ou *Dilepididae* spp.

Chez *C. flavescens spurrelli* Thomas à Adiopodoumé, un Ver avec début de développement de trois testicules et de l'ovaire. Pores génitaux alternant irrégulièrement. 6 à 7 crochets en épines de rosier, base: 25μ (fig. 35 B).

Même hôte à Bakanou, un Ver sans trace de segmentation. 17 crochets en épines de rosier longs de $27-29\mu$ (base: $27-29\mu$) (fig. 35 A).

Même hôte à Matongouine, un Ver sans trace de segmentation, 13 crochets en épines de rosier longs de $25,5-26\mu$ (base: $24,5-25,5\mu$) (fig. 35 C).

Même hôte à l'Anguédédou, un Ver sans trace de segmentation, 10 crochets longs de $77-79\mu$ (base: $56-57\mu$) (fig. 35 D).

Il est intéressant de constater que toutes ces infestations accidentelles ont été trouvées chez *C. flavescens spurrelli*. Cela tient probablement au métabolisme relativement bas de cette grande Musaraigne (HUNKELER et HUNKELER, 1970) qui a certainement une faible vitesse de transit intestinal par rapport à celle des espèces plus petites. On sait qu'une basse vitesse facilite l'établissement de certains parasites. Ainsi READ et VOGÉ (1954) ont montré que *Hymenolepis diminuta* ne s'établit chez la souris que lorsqu'elle est traitée par une teinture opiacée.

IV. RÉPARTITION DES PARASITES CHEZ LES DIFFÉRENTS HÔTES

VAUCHER (1971) trouve une spécificité stricte au niveau du genre de l'hôte chez les *Hymenolepididae* parasites de *Soricidae* européens. Cette spécificité est absolue d'après son matériel et l'auteur démontre que, dans la plupart des cas, les données bibliographiques signalant des *Hymenolepis* de *Crocidura* chez des *Sorex*, ou l'inverse, sont dues à une mauvaise interprétation soit de l'hôte, soit du parasite. En revanche, il n'y a pas de différences marquées entre les parasites de *S. araneus* L. et *S. minutus* L. ni entre ceux des deux espèces de *Neomys*.

Chez les *Crocidura* européennes et à l'exception d'*Hymenolepis tiara* dont il faut souligner la variabilité si l'on en juge par les dessins de crochets que donne Vaucher, les Cestodes sont différents pour chaque espèce mais le nombre d'hôtes examinés par cet auteur est trop faible pour permettre de tirer des conclusions définitives.

Chez les *Crocidures* de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta, nous avons pu mettre en évidence une répartition des *Hymenolepididae* allant d'une inféodation totale ou presque totale à une seule espèce d'hôte à une répartition très large. Nous distinguons les types suivants (voir fig. 36):

- A. Espèces étroitement liées à un seul hôte.
- B. Espèces largement liées à un seul hôte.

C. Espèces liées à un groupe d'hôte.

D. Espèces largement réparties.

A. Espèces étroitement liées à un seul hôte.

1. *Hymenolepis aduncihami* a été trouvé uniquement chez *Crocidura bottegi* (seule exception: un immature sans trace encore de segmentation chez *C. poensis*). Le biotope où nous l'avons récolté (bas-fond forestier marécageux) est occupé par d'autres espèces de Crocidures et en particulier par *C. poensis*. La fréquence de *H. aduncihami* atteint 25% chez *C. bottegi* contre 1% chez *C. poensis* et 0% chez les autres espèces. Un essai d'infestation de *C. poensis* par des cysticercoïdes d'*H. aduncihami* a échoué mais les Insectivores captifs ne sont peut-être pas très réceptifs à une infestation par un Cestode. Comme la larve se développe expérimentalement chez le Ténébrion et doit certainement accepter divers ténébrionides comme hôtes, nous ne pensons pas que la répartition de cette espèce puisse dépendre de la taille ou de l'écologie de l'hôte intermédiaire. Ce Cestode est probablement uniquement adapté au biotope particulier que représente l'intestin de *C. bottegi*. Il est possible que le fort développement de la musculature longitudinale ainsi que la courbure marquée de l'extrémité de la lame du crochet (fig. 19 B et C) facilitant l'ancrage dans la musculature intestinale soient en relation avec le métabolisme élevé de l'hôte lié à un transit intestinal rapide. La taille relativement importante du Ver n'est en revanche pas en relation avec le faible poids de l'hôte.

2. *Hymenolepis maclaudi* parasite 63,3% des *C. flavescens* examinées et 1% des *C. poensis* (il a été signalé par BAER, 1957, chez une *C. dolichura muricauda* d'Adiopodoumé sous le nom d'*H. dodecacantha* et le matériel type provient d'une *C. stampflii* = *C. poensis* du Dahomey). Nous avons trouvé *H. maclaudi* partout où son hôte habituel a été capturé sauf dans deux localités de grande forêt (Anguédédou et Bakanou), une de friche forestières récentes (Blékoum) et une de savane côtière (Mopoyem, où peu d'individus ont été examinés). Il a été récolté une seule fois en forêt (au Banco) et, si l'on excepte cet unique cas, il serait tentant de rapprocher cette distribution de celle qu'indiquent HEIM DE BALSAC et AELLEN (1958) pour les deux formes de *C. flavescens spurrelli*, l'une plutôt anthropophile et l'autre de milieux forestiers à l'écart des agglomérations, mais il est plus probable que l'écologie de l'hôte intermédiaire intervienne ou la densité des Crocidures qui sont plus abondantes dans les milieux ouverts qu'en forêt. Il est possible que l'hôte intermédiaire soit de grande taille et donc plutôt mangé par de grosses Musaraignes comme *C. flavescens* (encore que nous ayons vu une *C. poensis* tuer et manger un lézard plus gros qu'elle), mais comment alors expliquer l'infestation de la *C. dolichura* de 4,5 g examinée par BAER ? Nous n'expliquons pas non plus la présence de 80 Vers mûrs chez la seule *C. poensis* parasitée (comme des fréquences

de 1 à 5 Vers par hôte ne sont pas rares, la larve de ce Cestode n'est probablement pas bourgeonnante).

3. *Pseudhymenolepis papillosa* parasite 15,6% des *C. flavescens* et 13,5% des *C. jouvenetae* examinées. Chez cette dernière espèce nous n'avons trouvé, à une petite exception près, que quelques proglottis alors que *P. papillosa* est souvent extraordinairement abondant chez son hôte principal. Une seule *C. poensis* (1%) a été trouvée parasitée. Comme *H. macclaudi*, *P. papillosa* est rarissime en forêt et se trouve plutôt dans les cultures, les friches ou en forêt galerie.

4. *Pseudhymenolepis eburnea ebriensis* qui parasite 24% des *C. jouvenetae* d'Adiopodoumé n'a jamais été trouvé ailleurs, ni chez un autre hôte.

B. Espèces largement liées à un seul hôte.

1. *Hymenolepis bellieri* parasite surtout *C. poensis* et se trouve, comme son hôte principal, uniquement en zone forestière mais partout dans cette zone jusqu'à la lisière de la savane. Ce Cestode se trouve presque toujours en forêt, très rarement dans des endroits ouverts. Comme le spectre d'hôtes définitifs est large, c'est probablement l'écologie de l'hôte intermédiaire qui intervient et doit expliquer cette répartition.

C. Espèces liées à un groupe d'hôtes.

1. *Hymenolepis dodecacantha*. Cette espèce a toujours été signalée chez des hôtes de grande taille: au Congo et au Ruanda chez *C. flavescens kivu* (BAER, 1959; BAER et FAIN, 1951), en Egypte chez *C. flavescens deltae*. Nous l'avons trouvée à Adiopodoumé (très rare) en forêt chez *C. flavescens spurrelli* et à Mogteto (fréquente) chez *C. odorata giffardi*. C'est donc un parasite, d'ailleurs de grande taille, typique de grosses Musaraignes (*C. flavescens* et *C. odorata* sont aussi proches systématiquement), et cela peut expliquer le fait qu'il ait été trouvé fréquemment puisque les Crocidures du groupe *flavescens* sont parmi les Soricidés les plus facilement capturés en Afrique.

2. *Hymenolepis mopoyemi*. Fréquent avant tout chez *C. theresae* tant en savane côtière qu'en savane du Nord ainsi qu'à Duékoué (friches et cultures en zone forestière), il se retrouve, mais plus rarement chez *C. poensis* uniquement en forêt. Les variants rapportés avec doutes à *H. mopoyemi*, à l'exception de quelques individus provenant de *C. flavescens* d'Adiopodoumé, parasitent d'autres espèces de Crocidures. Ces variants sont malheureusement trop rares pour observer s'ils sont limités à une seule espèce d'hôte ou à une seule région géographique.

3. *Hymenolepis gilloni* parasite avant tout *C. poensis*, parfois *C. flavescens* et uniquement en forêt. Mais il se retrouve chez *C. theresae* à Duékoué, avec des

crochets un peu plus petits, ainsi qu'en savanes soudanaises et guinéennes, où le scolex est plus petit. Deux immatures seulement ont été trouvés en savane côtière.

4. *Hymenolepis bakanoui* se trouve uniquement chez *C. flavescens*, *C. juvenetae*, *C. lamottei* (un hôte non déterminé à Taï, une seule fois et immature chez *C. poensis*). Les hôtes principaux sont surtout fréquents dans les endroits cultivés mais plusieurs individus parasités par *H. bakanoui* proviennent de forêts où se trouvent également *C. poensis*.

5. *Pseudhymenolepis eburnea eburnea*. En savane et friches forestières l'hôte est presque toujours *C. theresae*, très rarement *C. flavescens*. En forêt, il s'agit exclusivement de *C. poensis*.

D. Espèces largement réparties.

1. *Hymenolepis vaucheri* est fréquent chez *C. flavescens*, *C. juvenetae*, *C. lamottei* et *C. odorata*. Répandu dans toutes les stations où ces hôtes ont été capturés, il a aussi été trouvé chez *C. theresae* à Duékoué.

2. *Hymenolepis nagatyti*. Nous ne l'avons jamais trouvé en forêt, mais surtout en savane et parfois dans des endroits ouverts en zone forestière. Il parasite *C. flavescens*, *C. theresae*, *C. giffardi*, *C. lamottei*, mais jamais *C. poensis* ou *C. bottegi* (espèces de forêt). Sa répartition dépend peut-être de l'écologie de l'hôte intermédiaire, probablement un ténébrionide puisque *Tenebrio molitor* L. est facilement infesté expérimentalement. Au Congo, *H. nagatyti* a été trouvé chez *C. flavescens* kivu, *C. f. herero* et *C. turba tarella* dans une forêt galerie (BAER, 1959). Mais le matériel du Liberia (HILMY, 1936), de Centrafrique et du Nigeria (présent travail) semble provenir de zones forestières sans que nous ayons pu trouver des détails sur les biotopes exacts.

3. *Hymenolepis khalili*. Curieuse répartition chez 3,64% des *C. theresae* de Mopoyem, 1,5% des *C. flavescens* et 2,4% des *C. juvenetae* de l'Anguédédou. Trouvé également une fois à Taï chez *C. sp.* et une fois à Matongouine chez *C. flavescens*.

4. *Hymenolepis lamtoensis* a été trouvé une seule fois à Lamto chez *C. flavescens* et une fois au Banco chez *C. juvenetae*. Il est surprenant de trouver un Cestode aussi peu fréquent. Nous avons d'abord cru à une infestation accidentelle, mais à Lamto les 40 Vers trouvés sont bien développés, plusieurs sont mûrs et il y a au moins deux infestations successives. Les scolex sont normalement fixés dans la muqueuse intestinale (Pl. I, fig. 10). Bien qu'ils détruisent les villosités intestinales à l'endroit de la fixation la réaction de l'hôte reste discrète alors qu'elle devrait être forte avec un parasite inhabituel. Une répartition aussi disjointe et

une pareille rareté s'observe en Europe pour *H. raillieti* Joyeux et Baer, 1950 (VAUCHER, 1971).

5. *Hymenolepis multihami* reste toujours très peu fréquent bien que la densité des infestations puisse atteindre 8 ou 15 Vers et qu'il soit largement réparti. Il a été trouvé à Adiopodoumé, chez *C. juvenetae* et *C. poensis*, ainsi qu'à Kafiné et Komosso, chez *C. theresae*.

CONCLUSIONS.

Il est évidemment très hasardeux de vouloir parler de l'inféodation des Cestodes aux différentes espèces de Crocidures sans expérimentation et dans l'ignorance des cycles évolutifs naturels. Toutefois, en se basant sur la répartition géographique des espèces, en insistant sur les biotopes de captures et sur les pourcentages d'infestation, il est permis de faire les remarques suivantes :

Deux *Hymenolepis* liés à un seul hôte (*H. aduncihami* et *H. macclaudi*) parasitent deux espèces de Musaraignes extrêmes au point de vue taille et métabolisme (*C. bottegi* et *C. flavescens*). Il y a probablement là une adaptation physiologique qui se retrouve chez un Cestode lié à des hôtes de grande taille (*H. dodecacantha*). Rappelons aussi que *Pseudhymenolepis papillosa*, qui parasite *C. flavescens* surtout à un métabolisme bas comparé à celui de *P. eburnea* qui se trouve chez des espèces plus petites. Nous ne savons pas pourquoi *P. eburnea ebriensis* reste strictement lié à *C. juvenetae ebriensis*.

La répartition d'*H. bellieri* et de la forme typique d'*H. gilloni*, parasites forestiers principalement de *C. poensis* est probablement due à des causes écologiques et peut être liée à celle de l'hôte intermédiaire. La répartition d'*H. nagaty* qui parasite diverses Crocidures mais seulement en milieu ouvert peut avoir la même cause.

Il est difficile d'expliquer la curieuse répartition de deux espèces (*H. mopoyemi* et *P. eburnea eburnea*) qui se trouvent chez *C. theresae* en savane et en friches forestières et *C. poensis* en forêt. Ces deux hôtes sont éloignés systématiquement et diffèrent écologiquement.

Plusieurs espèces, quoique rares, se trouvent chez des hôtes et dans des biotopes très divers (*H. multihami*, *H. khalili*, *H. lamtoensis*).

Bien que nous n'ayons affaire qu'à deux genres de Cestodes appartenant à la même famille et à un seul genre d'hôte, les diverses tentatives d'explications proposées pour leurs relations traduisent bien la complexité des liens hôtes-parasites même dans un groupe restreint. A ce niveau pourtant la phylogénie de l'hôte n'intervient pratiquement pas et les spectres d'hôtes ne recouvrent pas de groupements systématiques de *Crocidura*. La répartition des parasites s'explique surtout par des raisons écologiques et physiologiques mais la part respective de ces deux

facteurs diffère d'une espèce à l'autre et ne pourrait être mise en évidence que par des récoltes et surtout par une expérimentation plus poussées.

Si nous pensons que certaines espèces sont étroitement liées à un seul hôte, nous ne prétendons pas qu'il s'agisse d'une spécificité stricte. Des exceptions sont toujours possibles mais restent suffisamment rares pour que le maintien et la transmission du parasite soient dues presque uniquement à son hôte principal.

V. CYTOLOGIE

A. Nombre de chromosomes.

Il nous a été facile, en utilisant la technique décrite au chapitre matériel et méthodes de dénombrer les chromosomes de plusieurs espèces. Malheureusement, ces résultats n'ont été d'aucun secours pour appuyer des observations morphologiques car nous avons toujours trouvé $2n = 12$ (seule exception: 6 chromosomes dans les cellules somatiques de *Pseudhymenolepis eburnea eburnea* sans qu'il soit possible de dire s'il s'agit d'un développement haploïde ou d'une espèce à $2n = 6$, (voir la discussion dans le chapitre consacré aux *Pseudhymenolepis*).

Le nombre de 12 chromosomes est classique pour les représentants du genre *Hymenolepis* et a déjà été observé par JONES (1945) chez *H. anthocephalus* van Gundy, et chez *H. serpentulus* (Schränk); par KISNER (1957) chez *H. diminuta* (Rudolphi); par HOSSAIN et JONES (1963) chez *H. microstoma* (Dujardin); par JONES et CIORDA (1955) chez *H. nana* (von Siebold), alors que JONES (1945) avait trouvé $2n = 10$ chez une autre souche de cette espèce. JONES (1945) trouve $2n = 10$ chez 2 Cestodes d'Insectivores: *Protogynella blarinae* Jones et *Diorchis reynoldsi* Jones.

Nous avons compté $2n = 12$ chez les espèces suivantes: *Hymenolepis bakanoui* Hunkeler, 1972, *H. bellieri* Hunkeler, 1972, *H. maclaudi* Joyeux et Baer, 1928, *H. mopoyemi* Hunkeler, 1972, *H. multihami* Hunkeler, 1972, *H. nagaty* Hilmy, 1936, *H. vaucheri* Hunkeler, 1972, divers spécimens du groupe *aff. pseudofurcata*, *Pseudhymenolepis papillosa* Hunkeler, 1970 et *P. eburnea ebriensis* Hunkeler, 1972.

Nous avons compté $2n (n?) = 6$ chez *Pseudhymenolepis eburnea eburnea* Hunkeler, 1970.

B. Analyse chromosomique.

Comme les centromères n'étaient jamais tous visibles dans une seule mitose, il ne nous a pas été possible de construire des caryotypes précis. Nous n'avons pu le faire que pour deux ou trois espèces en nous basant sur des dessins de méioses dans l'ovaire. Ces divisions sont malheureusement très rares et il est difficile de

les trouver bien étalées et en nombre suffisant. Dans les testicules, au contraire, les méioses sont presque synchrones et si abondantes qu'elles se recouvrent dans la plupart des cas, ce qui empêche toute analyse. La figure 1, Planche I, montre, en exemple, une mitose dans un embryon en formation d'*Hymenolepis bellieri* Hunkeler, 1972.

VI. REMARQUES SUR LES HYMENOLEPIDIDAE PARASITES DES *CROCIDURA* ET *SUNCUS*

A. ESSAI DE REGROUPEMENT TAXONOMIQUE DES ESPÈCES

Nous ne reviendrons pas sur les divisions du genre *Hymenolepis* en de nombreux genres souvent monotypiques dues en particulier à SPASSKY (1954) et YAMAGUTI (1959). JOYEUX et BAER (1961) et VAUCHER (1971) ont déjà critiqué ces révisions systématiques basées avant tout sur des données bibliographiques. Signalons simplement pour l'exemple que YAMAGUTI (1959) indique deux paires de vaisseaux excréteurs pour les Pseudhymenolepidinae alors qu'il n'y en a toujours qu'une seule paire dans le genre *Pseudhymenolepis*, et que *Hymenolepis raillieti* Joyeux et Baer, 1950, se trouve placé par YAMAGUTI (*loc. cit.*) dans le genre *Coronacanthus* Spassky, 1954. Ce genre est caractérisé par les particularités suivantes qui sont en contradiction avec celles d'*H. raillieti*: crochets à lame longue (parfois assez courte), recourbée à l'extrémité, garde très courte, manche réduit, utérus lobé. *H. raillieti* serait mieux à sa place dans le genre *Hilmylepis* Skrjabin et Mathevossian, 1942, basé sur la description originale d'*H. nagaty* Hilmy, 1936.

Nous laissons donc tous les *Hymenolepis* de *Crocidura* dans le genre de Weinland et les *Pseudhymenolepis* dans le genre de JOYEUX et BAER. Toutefois, pour faciliter une révision des *Hymenolepis* d'*Insectivores*, qui pourra se faire lorsque les faunes asiatiques et africaines (en particulier les Cestodes des genres africains *Myosorex*, *Sylvisorex* et *Chrysochloris*) seront mieux connues, il nous a paru utile de chercher un regroupement naturel des espèces.

a. Genre *Hymenolepis*

1. Groupe *scalaris*.

Scolex du type C selon la classification de VAUCHER (1971). 8 à 30 crochets à garde toujours bien aplatie transversalement (perpendiculairement à la lame). Testicules relativement gros, un poral, 2 antiporaux. Les 3 testicules sont très rapprochés au début de leur développement et les 2 antiporaux sont disposés l'un en arrière de l'autre dans les Vers non contractés. Poche du cirre n'atteignant pas le milieu du proglottis. Ovaire trilobé. Pore génital au milieu du bord latéral du

proglottis. Utérus lobé, au moins au début de son développement. Musculature longitudinale bien développée, en 2 couches, environ 40 faisceaux musculaires sur la couche interne, en tout cas chez les espèces africaines. Parasite de *Crocidura* sauf une espèce parasite de *Sorex*. Répartition: Europe, Asie, Afrique.

Espèces européennes:

Hymenolepis scalaris (Dujardin, 1845).

Hymenolepis uncinata (Stieda, 1862). Nous avons revu le matériel étudié par VAUCHER (1971) et constaté que la garde des crochets était bien aplatie. Quant à la coupe transversale que cet auteur a dessinée, peut-être a-t-elle été choisie chez un Ver mal développé car chez la plupart des spécimens, la musculature est beaucoup plus forte et il y a une quarantaine de faisceaux sur la couche longitudinale interne. L'ovaire est fondamentalement trilobé.

Hymenolepis brusatae Vaucher, 1971. Nous n'avons pas pu compter le nombre de faisceaux musculaires internes, mais les autres caractères concordent.

Espèce européenne parasite de *Sorex*:

Hymenolepis furcata (Stieda, 1862). Tous les caractères de ce Ver concordent avec ceux des représentants du groupe *scalaris* (l'ovaire, très gros, est fondamentalement trilobé bien qu'il apparaisse parfois multilobé). *H. furcata* se différencie totalement des autres parasites de *Sorex* européens qui ont tous des testicules en ligne et une garde de crochet non aplatie transversalement (VAUCHER, 1971). C'est un Cestode très gros parmi les *Hymenolepis* de *Sorex* paléarctiques et la fixation de son scolex dans l'intestin de l'hôte déclenche une réaction exceptionnellement forte (VAUCHER, *loc. cit.*). Il est donc possible que ce Ver ne soit pas encore parfaitement adapté à son hôte et que son ancêtre se trouve parmi les Cestodes de *Crocidura*. Remarquons également que JOURDANE (1971) a observé que les crochets de la paire latérale dans les oncosphères sont très massifs chez *H. furcata* alors qu'ils sont à peu près de la même largeur que les autres chez quatre espèces différentes de parasites typiques de Soricidae. Cette paire de crochets plus massifs se retrouve régulièrement chez les représentants du groupe *scalaris*.

Espèces asiatiques:

Hymenolepis jacobsoni von Linstow, 1907. D'après HÜBSCHER (1937) et VAUCHER et TENORA (1971), *H. minutissima* Meggitt, 1927, et *H. bahli* Singh, 1958, sont synonymes de *H. jacobsoni*. Cette espèce a toujours été trouvée chez *Suncus murinus* L. (= *Crocidura coerulea* Kerr = *C. murina* L.). HÜBSCHER (1937) indique pour *H. jacobsoni* une musculature faiblement développée. Si cela est peut-être vrai pour le matériel de MEGGITT dont l'état macéré empêche une observation précise, les Vers de la collection Bovien, que HÜBSCHER a examinés, sont

très musclés. Il est possible qu'il y ait seulement 25 à 30 faisceaux musculaires sur la couche longitudinale interne, mais nous ne pouvons rien affirmer à partir de préparations totales. Quant au pore génital, il se trouve au milieu du bord latéral du proglottis (collection Bovien), un peu en arrière du milieu (Vers distendus de la collection MEGGITT), un peu en avant du milieu (illustration de VOGÉ, 1957), au milieu (illustrations de SINGH, 1958 et de VAUCHER et TENORA, 1971).

(*Hymenolepis solitaria*) (Meggitt, 1927). Il n'est pas possible de se prononcer sur cette espèce trouvée chez *C. murina* L. à Rangoon et dont la description se résume à: « Rostellar hooks 16, 0,016-0,017 long. Otherwise agreeing with *Weinlandia* (*Hymenolepis*) *minutissima*. » Comme le type est perdu (il ne reste que quelques crochets, qui ne semblent pas être du type *scalaris*), nous proposons de considérer ce Ver comme une *species inquirenda*.

Espèces africaines:

Hymenolepis aduncihami Hunkeler, 1972;

Hymenolepis bellieri Hunkeler, 1972;

Hymenolepis dodecacantha Baer, 1925;

Hymenolepis gilloni Hunkeler, 1972;

Hymenolepis maclaudi Joyeux et Baer, 1928;

Hymenolepis mopoyemi Hunkeler, 1972;

avec doutes: *Hymenolepis bakanoui* Hunkeler, 1972. Les organes génitaux sont du type *scalaris*, mais la musculature est faiblement développée. La garde des crochets est peu aplatie et le manche relativement long. Nous ne pouvons pas nous prononcer avec certitude sur les affinités de cette espèce que nous pensons proche du groupe *scalaris*.

2. Groupe *nagaty*.

Une couronne de nombreux crochets. Rostre hyperdéveloppé avec à l'intérieur des cellules glandulaires et des faisceaux musculaires prismatiques. Musculature longitudinale très développée, en deux couches. Utérus entier, ovaire trilobé, testicules fondamentalement en triangle. Proglottis très larges et très courts. Parasites de *Crocidura* en Europe et en Afrique.

Espèces européennes:

Hymenolepis raillieti Joyeux et Baer, 1950.

Hymenolepis prokopici (Genov, 1970).

Espèces africaines:

Hymenolepis nagaty Hilmy, 1936.

Il est très probable que *Hymenolepis khalili* Hilmy, 1936, fasse partie de ce groupe. Il a de nombreux crochets (32 à 34) dont la forme rappelle celle des cro-

chets d'*H. nagatyi*. Le rostre manifeste une tendance à un développement accentué (grande taille, présence de grosses villosités à son extrémité, cellules glandulaires et faisceaux musculaires prismatiques présents). L'utérus est entier, les testicules sont en triangle. Musculature et aspect des proglottis comme chez les autres représentants du groupe. Mais l'ovaire est entier et non trilobé.

3. Groupe *tiara*.

20 à 36 crochets de 17-30 μ , disposés sur une couronne. Scolex du type C selon la classification de VAUCHER (1971). Proglottis courts et larges. Musculature longitudinale en deux couches, faisceaux musculaires largement espacés sur la couche interne. Testicules en triangle, les deux antiporaux disposés très obliquement l'un par rapport à l'autre, parfois ramenés presque en ligne par la faible longueur du proglottis. Ovaire peu ou pas lobé. Les testicules restent longtemps visibles lorsque l'utérus est déjà plein d'œufs. Utérus jeune peu ou pas lobé. Les œufs sortent du Ver avant que les derniers proglottis ne se détachent si bien qu'il y a toujours quelques segments vides à l'extrémité des Cestodes âgés.

Espèce européenne et africaine:

Hymenolepis tiara (Dujardin, 1845).

Espèce asiatique:

Hymenolepis murinae Vaucher, 1971 (= *H. furcata* (Stieda, 1862), *sensu* Meggitt, 1927. Le matériel type n'étant pas parfaitement mûr, nous n'avons pas pu voir si les derniers proglottis de cette espèce se vidaient de leurs œufs avant de se détacher du strobila.

Espèces africaines:

Hymenolepis pseudofurcata Vaucher, 1971 (= *H. furcata* (Stieda, 1862), *sensu* Baer, 1925).

Hymenolepis spp., aff. *pseudofurcata* Vaucher, 1971 (voir présent travail).

4. Espèces isolées.

Hymenolepis pistillum (Dujardin, 1845). Une couronne de petits crochets ne dépassant pas 14 μ . Canal de la gaine du rostre entouré de très grosses fibres musculaires (JOYEUX et BAER, 1936). Testicules en triangle, ovaire entier, utérus en fer à cheval. Une seule couche de muscles longitudinaux réduite à 14 à 16 faisceaux. Une paire de canaux excréteurs. Deux renflements polaires sur l'embryophore. Larve bourgeonnante. Parasite de *Crocidura* en Europe.

Hymenolepis vaucheri Hunkeler, 1972. Testicules en ligne, œufs munis de filaments polaires (seul cas connu parmi les parasites d'Insectivores). Crochets et

anatomie rapprochent plus cette espèce du groupe *H. nana* (von Siebold, 1852)-*H. fraterna* (Stiles, 1906) (parasites de Rongeurs et de Primates) que de n'importe quel autre Cestode d'Insectivores. L'ancêtre de cette espèce qui a pu être capturé parmi des parasites de Rongeurs, de Primates, ou même de Pholidotes (*H. manidis* Baer et Fain, 1955) est morphologiquement indistinguable de *H. fraterna*.

Hymenolepis multihami Hunkeler, 1972. Caractérisé par ses nombreux crochets de tailles très diverses. Testicules en ligne, ovaire entier. Musculature extrêmement développée. Nous avons déjà précisé que cette espèce peut à première vue être rapprochée de *H. jacutensis* (Spassky et Morosov, 1959), parasite de *Sorex* européens, mais que plusieurs différences importantes nous font penser plutôt à une convergence de forme qu'à une origine commune.

Hymenolepis lamtoensis Hunkeler, 1972, possède de très gros crochets à garde massive. Nombreuses cellules glandulaires dans le rostre. L'anatomie est du type *scalaris* mais l'ovaire est multilobé et il y a une cinquantaine de faisceaux musculaires longitudinaux sur la couche interne.

H. sunci Vaucher et Tenora, 1971. Crochets proches de ceux de *H. tiara* mais l'ovaire et l'utérus sont bien lobés. Trouvé en Afghanistan.

Hymenolepis montana (Crusz et Sanmugasunderam, 1971). Trouvé chez *Suncus* à Ceylan. Anatomie insuffisamment décrite.

Hymenolepis sunci Crusz et Sanmugasunderam, 1971. Ver inerme, testicules en ligne. Trouvé chez *Suncus* à Ceylan.

b. Genre *Pseudhymenolepis*

Ce genre, très homogène, est caractérisé par le développement hyperapolytique des proglottis et la présence de capsules ovifères. C'est un parasite exclusif de *Crocodyra*.

Espèce européenne:

Pseudhymenolepis redonica Joyeux et Baer, 1935.

Espèces africaines:

Pseudhymenolepis papillosa Hunkeler, 1970.

Pseudhymenolepis eburnea eburnea Hunkeler, 1970.

Pseudhymenolepis eburnea ebriensis Hunkeler, 1972.

Rappelons que nous doutons de l'appartenance au genre *Pseudhymenolepis* de *P. eisenbergi* Crusz et Sanmugasunderam, 1971, trouvé dans l'estomac de *Suncus murinus montanus* (Kelaart) à Ceylan, qui n'a pas de développement hyperapolytique et possède deux paires de vaisseaux excréteurs.

B. BIOGÉOGRAPHIE

Si *H. vaucheri* est une espèce probablement récemment capturée par des Crocidures africaines, on ne peut rien dire sur *H. pistillum* (Europe), *H. multihami* et *H. lamtoensis* (Afrique), *H. sunci* et *H. montana* (Asie) faute de connaître leurs affinités.

Le groupe *scalaris* domine à la fois par l'abondance des formes et par la répartition géographique (une espèce en Asie, trois en Europe, au moins six en Afrique).

Le groupe *tiara* est également répandu sur ces trois continents.

H. nagatyi se trouve en Afrique, *H. raillieti* et *H. prokopici* en Europe alors que *H. khalili* couvre ces deux régions.

Une espèce de *Pseudhymenolepis* est connue en Europe et deux en Afrique.

Ces quatre groupes sont strictement endémiques au genre *Crocidura* (seule exception: *H. furcata*, probablement adapté secondairement aux *Sorex* d'Europe).

La prudence reste de règle dans l'interprétation de ces données car il ne faut pas oublier que trois espèces seulement de Crocidures ont été examinées en Asie et qu'en Afrique seuls le centre et l'ouest du continent ont été quelque peu prospectés. Mais il apparaît que deux groupes (*scalaris* et *tiara*) sont certainement très anciens et couvrent toute l'aire de répartition de leurs hôtes.

En Afrique, où les *Crocidura* sont probablement arrivées au Miocène inférieur (LAVOCAT, in: BISHOP et CLARK, 1967) et ont évolué en de nombreuses formes (« le genre *Crocidura* s'épanouit à l'heure actuelle sur le continent africain qui apparaît comme sa terre d'élection » disent HEIM DE BALSAC et LAMOTTE en 1957), la réussite évolutive des hôtes se traduit chez les Cestodes par une diversification poussée du groupe *scalaris* et des *Pseudhymenolepis*. Il est possible que les groupes *nagatyi* et *Pseudhymenolepis* aient passé d'Afrique en Europe lors de la recolonisation de ce continent par les *Crocidura* qui en avaient disparu lors des glaciations (JANOSY, 1961).

RÉSUMÉ

1. Les espèces suivantes sont décrites ou redécrites sur la base d'un abondant matériel récolté en Côte-d'Ivoire et en Haute-Volta:

A. Parasites de Rongeurs:

Aprostotandrya dasymidis (Hunkeler, 1972)

Bertiella douceti Baer, 1953

Oochoristica sp.

Skrjabinotaenia occidentalis occidentalis Hunkeler, 1972

- Skrjabinotaenia occidentalis praomidis* Hunkeler, 1972
Sudarikovina taterae Hunkeler, 1972 (le sous-genre *Sudarikovina* Spassky, 1951 est élevé au rang de genre)
Inermicapsifer congolensis Mahon, 1954
Inermicapsifer madagascariensis (Davaine, 1870)
Raillietina (R.) *baeri* Meggitt et Subramanian, 1927
Anomotaenia heimi Quentin, 1964
Anomotaenia steatomidis Hunkeler, 1972
Hymenolepis diminuta (Rudolphi, 1819)
Hymenolepis pearsei Joyeux et Baer, 1930
Hymenolepis petteri Quentin, 1964
Hymenolepis steatomidis Hunkeler, 1972
Hymenolepis straminea (Goeze, 1782)
Hymenolepis uncinispinosa Joyeux et Baer, 1930
Hymenolepis uranomidis Hunkeler, 1972
Taenia parva Baer, 1926 (larves)

B. Parasites de *Crocidura*:

- Hymenolepis aduncihami* Hunkeler, 1972
Hymenolepis bakanoui Hunkeler, 1972
Hymenolepis bellieri Hunkeler, 1972
Hymenolepis dodecacantha Baer, 1925
Hymenolepis gilloni Hunkeler, 1972
Hymenolepis khalili Hilmy, 1936
Hymenolepis lamtoensis Hunkeler, 1972
Hymenolepis maclaudi Joyeux et Baer, 1928
Hymenolepis mopoyemi Hunkeler, 1972
Hymenolepis multihami Hunkeler, 1972
Hymenolepis nagaty Hilmy, 1936
Hymenolepis vaucheri Hunkeler, 1972
Hymenolepis spp., aff. *pseudofurcata* Vaucher, 1971
Pseudhymenolepis eburnea eburnea Hunkeler, 1970
Pseudhymenolepis eburnea ebriensis Hunkeler, 1972
Pseudhymenolepis papillosa Hunkeler, 1970
Pseudhymenolepis spp.
 Larves *Tetrathyridium*

2. Les cycles expérimentaux de *Hymenolepis aduncihami* Hunkeler, 1972, *H. mopoyemi* Hunkeler, 1972, *H. nagaty* Hilmy, 1936 et *H. straminea* (Goeze, 1782) ont été obtenus.

3. Les genres de Cestodes parasites de Rongeurs africains sont passés en revue de façon critique.

4. L'étude de la répartition géographique des Cestodes parasites de Rongeurs en Côte-d'Ivoire et Haute-Volta indique qu'elle dépend généralement de celle d'un hôte (hôte unique ou hôte principal). Quelques espèces sont très localisées, une est répandue presque partout, une autre uniquement dans les biotopes ouverts.

5. Il semble que la faune helminthologique des Rongeurs africains se soit établie d'une part à partir de Cestodes arrivés sur ce continent avec leurs hôtes et d'autre part grâce à des captures de Cestodes d'autres Vertébrés.

6. Certains Cestodes de *Crocidura* sont liés à un biotope ou à un hôte particulier alors que d'autres suivent plutôt la répartition d'un groupe d'hôtes ou sont largement répartis.

7. Tous les Cestodes parasites de *Crocidura* sont regroupés taxonomiquement.

8. Le nombre de chromosomes d'une dizaine d'espèces d'*Hymenolepis* parasites de *Crocidura* est déterminé et se révèle égal à 12, sauf chez une sous-espèce peut-être haploïde de *Pseudhymenolepis* chez qui $2n (n?) = 6$.

SUMMARY

1. About 34 species of Cestodes are described or redescribed on the basis of a large sample collected in the Ivory Coast and Upper-Volta (see list in French summary).

2. The life cycles of *Hymenolepis aduncihami* Hunkeler, 1972, *H. mopoyemi* Hunkeler, 1972, *H. nagaty* Hilmy, 1936 and *H. straminea* (Goeze, 1782) have been obtained experimentally.

3. The Cestode genera of African Rodents are critically reviewed.

4. The geographical distribution of Cestodes of Rodents depends generally on the host distribution (single/or main host), as demonstrated with the material from the Ivory Coast and Upper Volta. Some species are narrowly localized, one was found almost everywhere, another only in open biotopes.

5. It seems that the helminthological fauna of African Rodents would have originated from Cestodes which came to this continent with their hosts, on one hand, and from Cestodes captured from other Vertebrates, on the other.

6. While some Cestodes of *Crocidura* are bound to a particular biotope or host, others follow the distribution of a group of hosts or are widely distributed.

7. All the Cestodes of *Crocidura* and *Suncus* are taxonomically regrouped.
8. The chromosome number of ten species of *Hymenolepis* parasites of *Crocidura* was found to be 12, with the exception of a subspecies, possibly haploid, of *Pseudhymenolepis* which has $2n (n?) = 6$.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Etwa 34 Arten von Cestoden wurden aufgrund eines umfangreichen Materials von der Elfenbeinküste und von Obervolta beschrieben oder neubeschrieben (s. Aufzählung in der französischen Zusammenfassung).

2. Die Entwicklungszyklen von *Hymenolepis aduncihami* Hunkeler, 1972, *H. mopoyemi* Hunkeler, 1972, *H. nagaty* Hilmy, 1936 und *H. straminea* (Goeze, 1782) wurden experimentell erhalten.

3. Folgt eine kritische Betrachtung der bei afrikanischen Nagetieren auftretenden Cestoden-Gattungen.

4. Wie die Erforschung der geographischen Verteilung der Cestoden der Nagetiere der Elfenbeinküste und des Obervolta zeigt, hängt diese vom Verbreitungsgebiet des Wirts ab (einziger oder Hauptwirt). Während das Verbreitungsgebiet einiger Arten streng lokalisiert ist, ist eine Art fast überall, eine weitere nur in offenen Biotopen anzutreffen.

5. Es scheint, dass die Helminthen des afrikanischen Nagetiere einmal von Cestoden abstammen, die mit ihren Wirtstieren auf diesen Kontinent gelangten, und zum andern von Cestoden anderer Wirbeltiere.

6. Während einige Cestoden von *Crocidura* an einen bestimmten Biotop oder bestimmten Wirt gebunden sind, folgen andere der Verbreitung einer Anzahl von Wirtstieren oder sind weitverbreitet.

7. Samtliche Cestoden-Arten von *Crocidura* und *Suncus* sind taxonomisch geordnet.

8. Die Chromosomenzahl von zehn bei *Crocidura* auftretenden *Hymenolepis* arten ist immer 12, abgesehen von einer *Pseudhymenolepis*-Unterart, mit wahrscheinlich haploïdem Chromosomensatz von $2n (n?) = 6$.

BIBLIOGRAPHIE

- AELLEN, V., H. HEIM DE BALSAC et R. VUATTOUX. 1970. A propos des Anomaluridae de Côte-d'Ivoire. *Mammalia* 34: 159-160.
- AESCHLIMANN, A. 1967. Biologie et écologie des Tiques (Ixodidae) de Côte-d'Ivoire. *Acta trop.* 24: 281-405.

- AVENARD, J. M. et al. 1971. Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. *Mém. Off. Rech. Sci. Tech. Outre-Mer*, n° 50. 391 pp. + cartes.
- BAER, J. G. 1924. Contribution à la faune helminthologique sudafricaine. (Note préliminaire.) *Annls Parasit. hum. comp.* 2: 239-247.
- BAER, J. G. 1925a. Contributions to the Helminth fauna of South Africa. *Rep. Dir. vet. Res. Pretoria* 11/12: 61-136.
- BAER, J. G. 1925b. Sur quelques Cestodes du Congo belge. *Revue suisse Zool.* 32: 239-251.
- BAER, J. G. 1927. Monographie des Cestodes de la famille des Anoplocephalidae. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. 10: 1-241.
- BAER, J. G. 1933. Contribution à l'étude de la faune helminthologique africaine. *Revue suisse Zool.* 40: 31-84.
- BAER, J. G. 1949. Contributions à la faune helminthologique africaine. *Acta trop.* 6: 41-45.
- BAER, J. G. 1953. Note de faunistique éburnéenne IV. *Bertiella douceti* n. sp. Cestode nouveau de l'Anomalure de Pel. *Acta trop.* 10: 79-82.
- BAER, J. G. 1956. The taxonomic position of *Taenia madagascariensis* Davaine, 1870, a Tapeworm parasite of Man and Rodents. *Ann. trop. Med. Parasit.* 50: 152-156.
- BAER, J. G. 1957. Trématodes et Cestodes récoltés en Côte-d'Ivoire, avec remarques sur la famille des Dicrocoeliidae Odhner et sur les parasites des Damans. *Revue suisse Zool.* 64: 547-575.
- BAER, J. G. 1959. Helminthes parasites. *Explor. Parcs natn. Congo belge* Miss. J. G. Baer-W. Gerber 1: 1-163.
- BAER, J. G. 1971. Trématodes de Rongeurs de Côte-d'Ivoire. *Z. Parasitenk.* 37: 226-254.
- BAER, J. G. 1972. Deux Trématodes nouveaux d'Afrique occidentale. *An. Inst. Biol. Univ. Méc.* 41: 11-17.
- BAER, J. G. et A. FAIN. 1951. Cestodes nouveaux du Congo belge. *Acta trop.* 8: 59-63, 3 fig.
- BAER, J. G. et A. FAIN. 1955. Cestodes. *Explor. Parc natn. Upemba* Miss. G. F. de Witte 36: 1-38.
- BAER, J. G. and F. TENORA. 1970. Some species of *Hymenolepis* (Cestoidea) from Rodents and from Primates. *Acta Sci. nat. Acad. scient. Bohemoslov. Brno* 4 (nouvelle série): 3-32.
- BAILLENGER, J. et F. CARCENAC. 1970. Une nouvelle localisation géographique d'*Inermicapsifer madagascariensis* (Davaine, 1870) Baer, 1956: La Réunion. *Bull. Soc. Path. exot.* 63: 242-244.
- BAYLIS, H. A. 1927. The Cestode Genus *Catenotaenia*. *Ann. Mag. nat. Hist.* sér. 9, 19: 433-439.
- BAYLIS, H. A. 1934. On a collection of Cestodes and Nematodes from small Mammals in Tanganyika territory. *Ann. Mag. nat. Hist.* sér. 10, 13: 338-353.
- BAYLIS, H. A. 1935. Note on the Cestode *Moniezia* (*Fuhrmannella*) *transvaalensis* (Baer, 1925). *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 10, 15: 673-675.
- BAYLIS, H. A. 1939. Records of some parasitic Worms from the Belgian Congo. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 11, 3: 625-629.
- BAYLIS, H. A. 1949. A new Human Cestode infection in Kenya, *Inermicapsifer arvicanthidis*, a parasite of rats. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.* 42: 531-542.
- BELLIER, L. 1965. Evolution du peuplement des Rongeurs dans les plantations industrielles de palmier à huile. *Oléagineux* 12: 735-737.

- BELLIER, L. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire): densités et biomasse des petits Mammifères. *Terre, Vie*: 319-329.
- BELLIER, L. 1968. Contribution à l'étude d'*Uranomys ruddi* Dollman. *Mammalia* 32: 419-446.
- BELLIER, L. et J.-Cl. GAUTUN. 1967a. Note sur les *Lemniscomys* de Côte-d'Ivoire. *Revue Zool. Bot. afr.* 75: 282-287.
- BELLIER, L. et J.-Cl. GAUTUN. 1967b. A propos des *Malacomys longipes* en Côte-d'Ivoire. *Mammalia* 32: 72-81.
- BELLIER, L. et J.-Cl. GAUTUN. 1968. Note sur l'activité des *Steatomys* du groupe *opimus*. *Mammalia* 32: 708-709.
- BISHOP, W. W. and J. D. CLARK (ed.). 1967. Background to evolution in Africa. *The University of Chicago Press, Chicago and London*, 935 pp.
- BOOTH, A. H. 1958. The zoogeography of West African Primates. *Bull. Inst. fr. Afr. noire* 20: 587-622.
- BRENDOW, V. 1969. *Pseudoparadilepis ankei* n. gen. n. sp. (Dilepididae, Dilepidinae), ein neuer Cestode aus der Zwergspitzmaus. *Zool. Anz.* 182: 83-87.
- CHANDLER, A. C. 1942. Helminths of tree squirrels in Southeast Texas. *J. Parasitol.* 28: 135-140.
- COOK, H. B. S. 1963. African Mammals in the Fossil Record. *Proc. XVIth Int. Congr. Zool.* 4: 46-51.
- CRUSZ, H. and V. SANMUGASUNDERAM. 1971. Parasites of relict fauna of Ceylon. II. New species of Cyclophyllidean Cestodes from small hill-vertebrates. *Ann. Parasit. hum. comp.* 46: 575-588.
- DEBLOCK, S. et A. CAPRON. 1959. *Bertiella lemuriformis*, nouveau Cestode Anoplocephalidae d'un Lémurien de Madagascar (*Lichanotus laniger* Gmel.). *Parassitologia* 1: 97-111.
- DEBLOCK, S. et A. DIAOURÉ. 1962. Quelle est la valeur du genre *Thysanotaenia* Beddard, 1911 ? (à propos d'une redescription de *T. lemuris* Beddard, Anoplocephalidae de Madagascar). *Ann. Parasit. hum. comp.* 37: 73-82.
- DELLA SANTA, E. 1956. Révision du genre *Oochoristica* Lühe (Cestodes). *Revue suisse Zool.* 63: 1-113.
- DOLLFUS, R.-Ph. 1954. Quelques Cestodes du groupe *Oochoristica auctorum* récoltés au Maroc avec une liste des Cestodes des hérissons (Erinaceidae) et une liste des Sauriens et Ophidiens (exclus. Amérique et Australie) où ont été trouvés des *Oochoristica*. *Archs Inst. Pasteur Maroc* 4 (9): 657-711.
- DOLLFUS, R.-Ph. 1962. Miscellanea helminthologica maroccana, XXXIV. Cyclophyllidés de quelques Oiseaux et Mammifères. *Archs Inst. Pasteur Maroc* 6: 348-391.
- DUNN, F. L., B. L. LIM and L. F. YAP. 1968. Endoparasite patterns in Mammals of the Malayan rain forest. *Ecology* 49: 1179-1184.
- DURETTE-DESSET, M.-Cl. 1970. Affinités de l'Héligmosome *Ortleppstrongylus bathyergi* (Ortlepp, 1939) n. gen. n. comb. avec les Trichostrongylides molineinae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 42: 415-418.
- DURETTE-DESSET, M.-Cl. 1971. Essai de classification des Nématodes Heligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris* nouv. Série, Série A, Zool. 69: 1-126.
- DVORAK, J. A., A. W. JONES and H. H. KUHLMANN. 1961. Studies on the biology of *Hymenolepis microstoma* (Dujardin, 1845). *J. Parasit.* 47: 833-838.

- GENEST-VILLARD, H. 1968. L'estomac de *Lophuromys sikapusi* (Temminck) (Rongeurs, Muridés). *Mammalia* 32: 639-656.
- GENOV, T. 1970. A new species of Cestode of the genus *Hilmylepis* (Hymenolepididae) from shrews of Bulgaria. *Parasitologia* 4: 473-475.
- GUILLAUMET, J.-L. 1967. Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire). *Mém. Off. Rech. sci. techn. Outre-Mer*, n° 20: 1-249.
- HEIM DE BALSAC, H. 1967. Rongeurs de Lamto (Côte-d'Ivoire). Faits nouveaux d'ordre anatomique, taxonomique et biogéographique. *Biologia gabon.* 3: 175-222.
- HEIM DE BALSAC, H. 1968. Recherches sur la faune des Soricidae de l'Ouest de l'Afrique (du Ghana au Sénégal). *Mammalia* 32: 379-418.
- HEIM DE BALSAC, H. et V. AELLEN. 1958. Les Soricidae de Basse Côte-d'Ivoire. *Revue suisse Zool.* 65: 921-956.
- HEIM DE BALSAC, H. et V. AELLEN. 1965. Les Muridae de Basse Côte-d'Ivoire. *Revue suisse Zool.* 72: 695-753.
- HEIM DE BALSAC, H. et J.-J. BARLOY. 1966. Révision des Crocidures du groupe *flavescens-occidentalis-manni*. *Mammalia* 30: 601-633.
- HEIM DE BALSAC, H. et L. BELLIER. 1967. Liste préliminaire des Rongeurs de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Mammalia* 31: 156-159.
- HEIM DE BALSAC, H. et M. LAMOTTE. 1956/57. Evolution et phylogénie des Soricidés africains. *Mammalia* 20: 140-167; 21: 14-49.
- HILMY, I. S. 1936. Parasites from Liberia and French Guinea. Part 3: Cestodes from Liberia. *The Egyptian University, Le Caire*, 72 pp.
- HLADIK, C.-M. 1968. Recherches sur les caractéristiques histochimiques et cytochimiques de la muqueuse intestinale des Primates et des corrélations avec le régime alimentaire. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, sér. A, 52: 1-69.
- HOSSAIN, M. M. and A. W. JONES. 1963. The chromosomes of *Hymenolepis microstoma* (Dujardin, 1845). *J. Parasit.* 49: 305-307.
- HÜBSCHER, H. 1937. Notes helminthologiques. *Revue suisse Zool.* 44: 459-482.
- HUNGERBÜHLER, M. 1910. Studien an Gyrocotyle und Cestoden. *Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena* 16: 495-521.
- HUNKELER, C. et P. HUNKELER. 1970. Besoins énergétiques de quelques Crocidures (Insectivores) de Côte-d'Ivoire. *Terre Vie*: 449-456.
- HUNKELER, P. 1969. La larve d'*Hymenolepis nagaty* Hilmy, 1936 (Cestoda, Cyclophyllidae). *Z. Parasitenk.* 32: 176-180.
- HUNKELER, P. 1970. Deux *Pseudhymenolepis* nouveaux (Cestoda, Hymenolepididae) chez les Musaraignes de Côte-d'Ivoire. *Zool. Anz.* 184: 125-129.
- HUNKELER, P. 1972. Les Cestodes parasites des petits Mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta (note préliminaire). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 95: 121-132.
- JANICKI, C. VON. 1904. Zur Kenntnis einiger Säugetiercestoden. *Zool. Anz.* 27: 770-782.
- JANOSSY, D. 1961. Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). *Z. Säugetierk.* 26: 40-50.
- JONES, A. W. 1945. Studies in Cestode cytology. *J. Parasit.* 31: 213-235.
- JONES, A. W. and H. CIORDA. 1955. A cytological race of *Hymenolepis nana*. *ASB Bull.* 2: 8.
- JOURDANE, J. 1971. Helminthes parasites des Micromammifères des Pyrénées-Orientales. II. Les Plathelminthes de Soricinae. *Annls Parasit. hum. comp.* 46: 553-574.

- JOYEUX, Ch. 1923. Recherches sur la faune helminthologique africaine. *Archs Inst. Pasteur Tunis* 12: 119-167.
- JOYEUX, Ch. 1927. Recherches sur la faune helminthologique algérienne (Cestodes et Trématodes). *Archs Inst. Pasteur Alger* 5: 509-528.
- JOYEUX, Ch. et J. G. BAER. 1927. Etudes de quelques Cestodes provenant des colonies françaises d'Afrique et de Madagascar. *Annls Parasit. hum. comp.* 5: 27-36.
- JOYEUX, Ch. et J. G. BAER. 1928. Recherches sur les Helminthes de l'Afrique occidentale française. *Coll. Soc. Pathol. exotique, monographie II*, Masson & C^{ie}, Paris, 120 pp.
- JOYEUX, Ch. et J. G. BAER. 1930a. Cestodes de la mission Augerias-Draper. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 2: 217-220.
- JOYEUX, Ch. and J. G. BAER. 1930b. On a collection of Cestodes from Nigeria. *J. Helminth.* 8: 59-64.
- JOYEUX, Ch. and J. G. BAER, 1936. Cestodes in: Faune de France. *Lechevalier, Paris*, 613 pp.
- JOYEUX, Ch. et J. G. BAER. 1950. Sur quelques espèces nouvelles ou peu connues du genre *Hymenolepis* Weinland, 1958. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 73: 51-70.
- JOYEUX, Ch. et J. G. BAER. 1961. Cestodes in: Traité de Zoologie, Tome IV, fasc. 1, Masson & C^{ie}, Paris, 944 pp.
- JOYEUX, Ch., J. G. BAER et R. MARTIN. 1936. Sur quelques Cestodes de la Somalie-Nord. *Bull. Soc. Path. exot.* 29: 82-95.
- JOYEUX, Ch. et H. FOLEY. 1929. Recherches épidémiologiques sur l'*Hymenolepis nana* et sur l'*Hymenolepis fraterna*. *Archs Inst. Pasteur Alger* 7: 31-50.
- JOYEUX, Ch. et H. FOLEY. 1930. Les Helminthes de *Meriones shawi shawi* Rozet dans le nord de l'Algérie. *Bull. Soc. zool. Fr.* 55: 353-374.
- JOYEUX, Ch., E. GENDRE et J. G. BAER. 1928. Recherches sur les Helminthes de l'Afrique occidentale française. *Collection de la Soc. Path. exot. Monographie II*, 120 pp.
- KIRSCHENBLATT, J. D. 1938. [Die Gesetzmässigkeiten der Dynamik der Parasitenfauna bei den Mäuseähnlichen Nagetieren (Muriden) in Transkaukasien.] *Leningrad*, 92 pp.
- KISNER, R. L. 1957. The chromosomes of *Hymenolepis diminuta*. *J. Parasit.* 43: 494-495.
- KOBULEJ, T. und L. VERSÉNYI. 1953. Beiträge zur Helminthfauna der Soriciden Ungarns. *Acta vet. hung.* 3: 189-205.
- KOFEND, L. 1921. Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treitl von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem Anglo-Ägyptischen Sudan (Kordofan) 1914. V. Cestoden aus Säugetieren und aus Agama colonorum. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* 98- 1-10.
- LAVOCAT, R. 1959. Origine et affinités des Rongeurs de la sous-famille des Dendromurins. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 248- 1375-1377.
- LAVOCAT, R. 1967. Histoire des Mammifères. *Le Seuil*, Paris, 190 pp.
- MAHON, J. 1954. Tapeworms from the Belgian Congo. *Annls Mus. Congo Belge, C. Zool.*, sér. 5, 1: 137-264.
- MATTHEY, R. 1958. Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia). *Acta trop.* 15: 97-117.
- MEGGITT, F. J. 1927. On Cestodes collected in Burma. *Parasitology* 19: 141-153.

- MEGGITT, F. J. and K. SUBRAMANIAN. 1927. The Tapeworms of Rodents of the subfamily Murinae, with special reference to those occurring in Rangoon. *J. Burma Res. Soc.* 17: 190-237.
- METTRICK, D. F. 1961. Contributions to the helminth fauna of Central Africa. III. Host specificity in the genus *Inermicapsifer* Janicki, 1910. *Proc. Trans. Rhod. scient. Ass.* 49: 99-102.
- METTRICK, D. F. 1962. Some Trematodes and Cestodes from Mammals of Central Africa. *Revta Biol., Lisbonne*, 3: 149-170.
- MEYLAN, A. 1964. Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mamm.-Insectivora). *Revue suisse Zool.* 71: 903-983.
- MIKHAIL, J. W. and M. A. M. FAHMY. 1968a. Two new records of the genus *Mathevo-taenia* (Cestodes), with description of a new species and a review of the genus. *Zool. Anz.* 180: 335-343.
- MIKHAIL, J. W. and M. A. M. FAHMY. 1968b. A new species of the genus *Hymenandrya* with a short review of the family Anoplocephalidae. *Zool. Anz.* 180: 436-441.
- MIKHAIL, J. W. and M. A. M. FAHMY. 1968c. Study on some members of genus *Skrjabinotaenia* with a description of a new species and a review of the subfamily Catenotaeniinae Spassky, 1946. *Zool. Anz.* 181: 439-450.
- MILLEMANN, R. 1955. Studies on the life history and biology of *Oochoristica deserti* n. sp. (Cestoda, Linstowiidae) from desert Rodents. *J. Parasit.* 41: 424-440.
- MISONNE, X. 1969. African and Indo-Australian Muridae. Evolutionary trends. *Annls Mus. r. Afr. cent. Série 8^e, Zool.* 172: 1-219.
- MITUCH, J. 1964. Beitrag zur Erkenntnis der Helminthenfauna der Gattung *Neomys* (Insectivora) in der Slowakei. *Studia helminth.* 1: 83-100.
- MOREAU, R. E. 1963. The distribution of tropical African birds as an indicator of past climatic changes. In: African Ecology and Human Evolution. *Publs Anthropol. Viking Fund* 36: 28-42.
- MYERS, B. J., R. W. WOLFGANG and R. E. KUNTZ. 1960. Helminths parasites from Vertebrates taken in the Sudan (East Africa). *Can. J. Zool.* 38: 833-836.
- ORTLEPP, R. J. 1938a. South African Helminths. Part III. Some Mammalian and Avian Cestodes. *Onderstepoort J. vet. Sci. Anim. Ind.* 11: 23-50.
- ORTLEPP, R. J. 1938b. South African Helminths. Part V. Some Avian and Mammalian Helminths. *Onderstepoort J. vet. Sci. Anim. Ind.* 11: 63-104.
- ORTLEPP, R. J. 1940. South African Helminths. Part VII. Miscellaneous Helminths, chiefly Cestodes. *Onderstepoort J. vet. Sci. Anim. Ind.* 14: 97-110.
- ORTLEPP, R. J. 1962. On two *Catenotaenia* tapeworms from a South African Rat with remarks on the species of the genus. *Onderstepoort J. vet. Res.* 29: 11-19.
- ORTLEPP, R. J. 1963. *Pseudandrya mkuzii* sp. nov. (Cestoda: Hymenolepididae) from *Ichneumia albicauda*. *Onderstepoort J. vet. Res.* 30: 127-132.
- PARONA, C. 1907. Vermi parassiti di Vertebrati. Il Ruwenzori, Relazione scientifiche, Vol. 1, 8 pp.
- PETTER, F. 1964. Affinités du genre *Cricetomys*. Une nouvelle sous-famille de Rongeurs Cricetidae, les Cricetomyinae. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 258: 6516-6518.
- PETTER, F. 1966a. Affinités des genres *Beamys*, *Saccostomus* et *Cricetomys* (Rongeurs, Cricetomyidae). *Annls. Mus. r. Afr. cent., Série 8^e, Sci. zool.* 144: 13-25.

- PETTER, F. 1966b. La léthargie de *Steatomys opimus* (Rongeurs, Cricetidés, Dendromuridés). *Mammalia* 30: 511-413.
- PROKOPIC, J. 1957. (The parasitic Helminths of Insectivora in CSR). *Čslká Parasit.* 6: 87-134.
- QUENTIN, J.-Cl. 1964. Cestodes de Rongeurs de République Centrafricaine. *Cah. Maboké* 2: 117-140.
- QUENTIN, J.-Cl. 1971a. Cestodes *Skrjabinotaenia* de Rongeurs Muridés et Dendromuridés de Centrafrique. Hypothèse sur l'évolution des Cestodes Catenotaeniinae. *Cah. Maboké* 9: 57-79.
- QUENTIN, J.-Cl. 1971b. Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'Helminthes de Rongeurs Muroidae. *Cah. Off. Rech. sci. tech. Outre-Mer, Paris, Série A*: 103-176.
- QUENTIN, J.-Cl. et J.-Cl. BEAUCOURNU. 1966. Cysticercoïdes d'Hymenolepididae parasites d'Insectivores chez des Siphonaptères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 262: 2059-2062.
- RAHM, U. 1954. La Côte-d'Ivoire, centre de recherches tropicales. *Acta trop.* 11: 22-295.
- RHAM, P. DE. 1971. L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide. *Thèse, Lausanne*, 124 pp.
- RAUSCH, R. L. 1957. Distribution and specificity of helminths in Microtine Rodents: evolutionary implications. *Evolution* 11: 361-368.
- READ, C. P. and M. VOGEL. 1954. The size attained by *Hymenolepis diminuta* in different host species. *J. Parasit.* 40: 88-89.
- ROSEVEAR, D. R. 1969. The Rodents of West Africa. *British Museum (Nat. Hist.), London*, 604 pp.
- RYSÁVY, R. M. und J. PROKOPIC. 1958. Einige Beobachtungen über die Helminthenfauna des Jagdwildes und freilebender Tiere im Wildgehege von Topolcianky. *Biologia, Bratislava* 13: 496-501.
- SAWADA, I. and T. PAPASARATHORN. 1966. *Paranoplocephala indicata* n. sp. (Cestoda, Anoplocephalidae) from the Malayan tapir, *Tapirus indicus*. *Jap. J. Zool.* 15: 125-128.
- SINGH, K. S. 1958. *Hymenolepis bahli* n. sp. from grey musk shrew, *Crocidura coerulea* (Kerr, 1792) Peters, 1870, from India. *J. Parasit.* 44: 446-448.
- SMITH, C. F. 1954. Four new species of Cestodes of Rodents from the high plains, Central and Southern Rockies and notes on *Catenotaenia dendritica*. *J. Parasit.* 40: 245-254.
- SOUTHWELL, T. 1921. Cestodes from African Rats. *Ann. trop. Med. Parasit.* 15: 167-168.
- SOUTHWELL, T. and F. LAKE. 1939. On a collection of Cestoda from the Belgian Congo. *Ann. trop. Med. Parasit.* 33: 63-90, 107-123.
- SPASSKY, A. A. 1951. (Anoplocephalate Tapeworms of domestic and wild Animals. In: Essentials in Cestodology (Ed.: K. I. Skrjabin) I. USSR Acad. Sci., Moscow, 735 pp. (1961. Israel Progr. sci. Transl., nat. Sci. Found., Washington, 783 pp.).
- SPASSKY, A. A. 1954. (Classification des Hymenolépididés de Mammifères). *Trudy gel'mint. Lab.* 7: 120-167.
- SPASSKY, A. A. et O. F. MOROSOV. 1959. (Nouveaux Helminthes d'Insectivores). *Oest. čsl. zool. Spol.* 13: 182-191.
- VAUCHER, C. 1971. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Etude anatomique, révision taxonomique et biologie. *Revue suisse Zool.* 78: 1-113.

- VAUCHER, C. et P. HUNKELER. 1967. Contribution à l'étude des Cestodes et des Trématodes parasites des Micromammifères de Suisse. I. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 90: 161-184.
- VAUCHER, C. et F. TENORA. 1971. Sur trois *Hymenolepis* (Cestoda) parasites de *Suncus murinus* L. en Afganistan. *Acta Univ. Agric. Brno, Fac. Agron.* 19: 337-341.
- VERSTER, A. 1969. A taxonomic revision of the genus *Taenia* Linnaeus, 1758, s. str. *Onderstepoort J. vet. Res.* 36: 3-58.
- VOELKER, J. 1960. Zwei neue Cestoden der Gattung *Inermicapsifer* in *Procapra capensis welwitshii*. *Tropenmed. Parasit.* 11: 316-324.
- VOGE, M. 1957. Notes on *Hymenolepis jacobsoni* von Linstow (Cestoda, Hymenolepididae) from a shrew in India. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 24: 94.
- WERTHEIM, G. and Z. GREENBERG. 1971. Helminths of Mammals and Birds from Israel. II. *Sinaiotaenia witenbergi* gen. et sp. n. (Cestoda: Anoplocephalidae) from Desert Rodents. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 38: 93-96.
- YAMAGUTI, S. 1959. *Systema Helminthum*. Volume 2: the Cestodes of Vertebrates. *Interscience Publishers, John Wiley & Sons, New York et London*, 860 pp.

Adresse de l'auteur :

Ch. Chavanne 10 b
CH-1196 Gland
Suisse

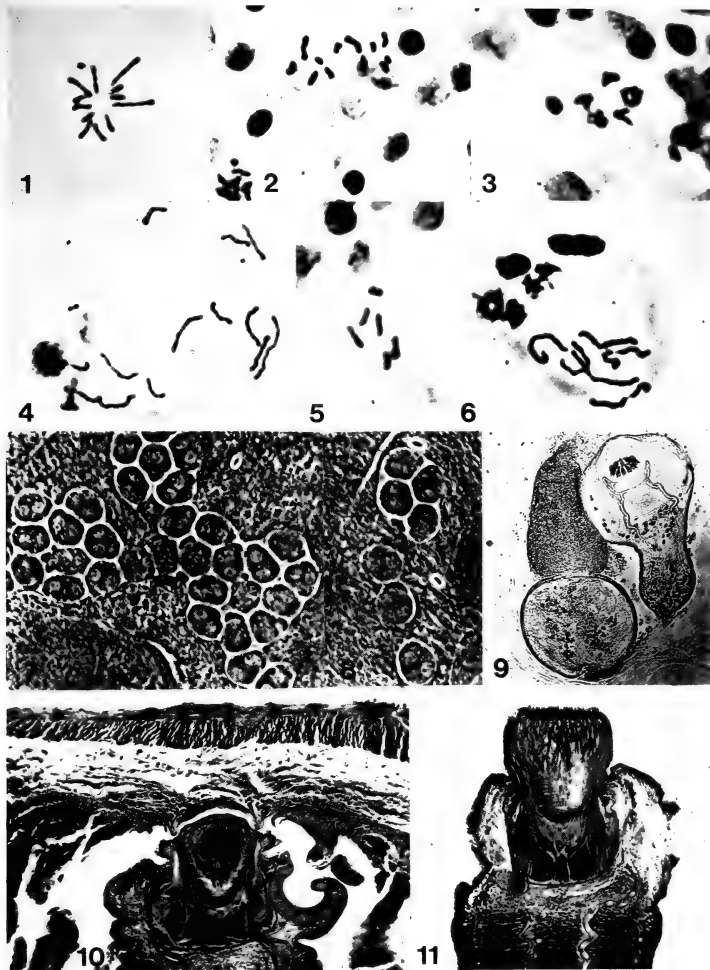


FIG. 1: *Hymenolepis bellieri* Hunkeler, 1972. Mitose dans un embryon.

FIG. 2: *Pseudhymenolepis eburnea ebriensis* Hunkeler, 1972. Mitose dans le parenchyme.

FIG. 3: Idem. Méiose dans l'ovaire.

FIG. 4: Idem. L'une des premières mitoses dans un embryon en formation.

FIG. 5: *Pseudhymenolepis eburnea eburnea* Hunkeler, 1970. Mitose dans le parenchyme.

FIG. 6: Idem. L'une des premières mitoses dans un embryon en formation.

FIG. 7 et 8. Idem. Formation des capsules ovifères.

FIG. 9: *Hymenolepis mopoyemi* Hunkeler, 1972. Cysticercoïde à peine sorti de son enveloppe.

FIG. 10: *Hymenolepis lamtoensis* Hunkeler, 1972. Scolex en place.

FIG. 11: *Hymenolepis khalili* Hilmy, 1936. Coupe du scolex montrant les villosités à l'extrémité du rostre.

Untersuchungen über die embryonale Muskelentwicklung bei *Periplaneta americana* L. (Blattaria) und bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lepidoptera)

von

Jürg SPEICH

Mit 9 Tafeln und 4 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG	932
2. MATERIAL UND METHODE	932
3. <i>Periplaneta americana</i> L.	933
A. Übersicht über die bearbeitete Muskulatur im Schlüpfstadium	933
a. Anatomie	934
b. Histologie	936
B. Entwicklung der Muskeln	937
a. Entwicklungsstadien	937
b. Coelomsäckchenentwicklung und Myoblastenabgliederung	939
c. weitere Muskelentwicklung	940
C. Innervation der Muskeln	948
D. Diskussion	948
4. <i>Antheraea pernyi</i> Guer.	950
A. Übersicht über die bearbeitete Muskulatur im Schlüpfstadium	950
a. Anatomie	951
b. Histologie	953
B. Entwicklung der Muskeln	953
a. Entwicklungsstadien	953
b. Muskelentwicklung	955

C. Innervation der Muskeln	960
D. Diskussion	960
5. GEGENÜBERSTELLUNG DER MUSKELENTWICKLUNGEN VON <i>Periplaneta americana</i> UND <i>Antheraea pernyi</i>	964
6. ZUSAMMENFASSUNG — SUMMARY — RÉSUMÉ	966
7. LITERATURVERZEICHNIS	968
8. TAFELN MIT ABBILDUNGEN 5-34	

1. EINLEITUNG

Über die Struktur und Entwicklung der Insektenmuskeln wurde schon viel gearbeitet. So schilderte HUFNAGEL (1918) die imaginale Muskelentwicklung an *Hyponomeuta padella* (Lepidoptera). JORDAN (1920) untersuchte die Flugmuskulatur bei der Wespe und TIEGS (1955) gab einen allgemeinen Überblick über die Flugmuskulatur bei einigen Vertretern der Orthopteren, Homopteren und Dipteren. Die embryonale Muskelentwicklung scheint dagegen überhaupt noch nicht genau bearbeitet zu sein. Darum war das Ziel der vorliegenden Arbeit, die embryonale Entwicklung gut auffindbarer Muskeln von *Antheraea pernyi* und von *Periplaneta americana* zu prüfen, und die Unterschiede in der Muskelentwicklung zwischen diesen beiden Tieren aufzuzeigen. Ausserdem sollten meine Ergebnisse verglichen werden mit der larvalen Muskelentwicklung bei *Periplaneta* (TEUTSCH, 1970) und mit der imaginalen Entwicklung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln bei *Antheraea* (EIGENMANN, 1965; BASLER, 1969).

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Prof. Dr. H. Nüesch. Ich danke meinem verehrten Lehrer für die Betreuung und das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte.

2. MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsobjekte für die histologische Bearbeitung der embryonalen Muskelentwicklung dienten mir verschiedene Embryonal- und Schlüpfstadien von *Periplaneta americana* und *Antheraea pernyi*. Beide Tierarten sind leicht züchtbar und vermehren sich sehr rasch. Die Embryonalentwicklung dauert bei *Periplaneta* bei 30° C durchschnittlich 30 und bei *Antheraea pernyi* bei 25° C durchschnittlich 10 Tage.

Fixierung: Sämtliche Eier von *Periplaneta* und *Antheraea* wurden mit Carnoy fixiert. Das Ei von *Antheraea* musste aber vorher angestochen werden. Seine harte Eischale entfernte ich nach dem Fixieren mit einem Mikromesser unter dem Binokular. Zur Durchführung dieser Arbeit wurde das Ei in eine Plastilinmulde gebettet.

Färbung: Die Embryonen und Schlüpfstadien beider Tierarten wurden in der üblichen Alkoholreihe entwässert und stufenweise über ein Gemisch von Isopropylalkohol und Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug im Normalfall 7μ . Folgende 4 Färbemethoden wurden durchgeführt.

- Hämalalaun mit Benzopurpurin als Gegenfärbung vor allem bei jungen Stadien.
- Hämatoxylin-Delafield mit Pikroindigokarmin für die Nervenfasern und Sarcolemmverzahnungen.
- Hämatoxylin-Heidenhain mit Lichtgrün für die Strukturen der Kerne und der Querstreifung.
- Bodian für die Struktur der Querstreifung.

Auswertung: Für die Auswertung verwendete ich pro Muskel und pro Stadium je 5 Tiere. Die Auszählung der Kerne pro 100μ Faserlänge erfolgte an Querschnitten. Längsschnitte eigneten sich nicht für die Kernzählung. Äußerst selten wurden Fasern über eine Strecke von 100μ schön längs getroffen. Ich bestimmte die Kernzahl über eine Länge von 98μ (14 mal die Schnittdicke 7μ) bei jedem 2. Schnitt. Da die Kerne im Mittel länger als 7μ sind, wird jeder Kern je nach Länge mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit doppelt gezählt, die ich bei der Berechnung der mittleren Kernzahl pro 100μ Faserlänge berücksichtigte. Die Ausmessungen der Muskelquerschnittsflächen erfolgte mit einem Messnetzokular. Die mittlere Faserquerschnittsfläche erhielt ich, indem ich die Muskelquerschnittsfläche durch die Faseranzahl dividierte.

Photographien: Für die Photographien von Schnittpräparaten wurde eine Pentax-Kamera auf Wild M-20 benützt.

3. PERIPLANETA AMERICANA L.

A. ÜBERSICHT ÜBER DIE BEARBEITETE MUSKULATUR IM SCHLÜPFSTADIUM

Periplaneta americana ist ein Vertreter der Hemimetabola. Sämtliche zukünftigen imaginalen Muskeln sind im Schlüpfstadium vorhanden. Das 1. Stadium¹ bewegt sich schnell laufend fort. Entsprechend stark und zahlreich sind die Beinmuskeln ausgebildet. Dagegen sind die Stammuskeln, mit Ausnahme des dorsalen Längs- und des Intersegmentalmuskels sowie die zukünftigen Flugmuskeln, schwach entwickelt.

Die Auswahl der Muskeln für die genaueren Untersuchungen musste bei *Periplaneta* wie bei *Antheraea* aus folgenden Gründen sehr stark eingeschränkt

¹ *Periplaneta* weist keine Metamorphose auf und damit fehlen auch "Larven"-Stadien. Ich nenne die postembryonalen Entwicklungsabschnitte zwischen den einzelnen Häutungen einfach "Stadien".

werden. Die Kleinheit der Embryonen bringt es mit sich, dass die einzelnen Muskeln nicht isoliert werden können. Ihre Lage ist aber in den Untersuchungsobjekten meist so, dass bei einer der verwendeten Schnittebenen (Quer-, Längs- und Frontalschnitte des ganzen Thorax) Muskeln selten schön längs und quer getroffen werden. Gute Längs- sowie Querschnitte der Muskeln sind für die genaueren Untersuchungen absolut notwendig. Ich musste mich daher auf Muskeln beschränken, bei welchen diese Bedingungen dank ihrer Lage einigermaßen erfüllt werden.

a. Anatomie

Die anatomische Lage der Muskeln im Schlüpfstadium ist die gleiche wie diejenige der Adultmuskeln. Als Grundlage verwendete ich beim Aufsuchen der Muskeln die Arbeit von CARBONELL (1947), dessen Nummerierungen ich übernommen habe.

Die untersuchten Muskeln im Mesothorax (Abb. 1):

Muskel 110, dorsaler Längsmuskel

Muskel 134, spinaler Beinmuskel

Muskel 135a, tergaler Ast des Hauptdepressors des Beines

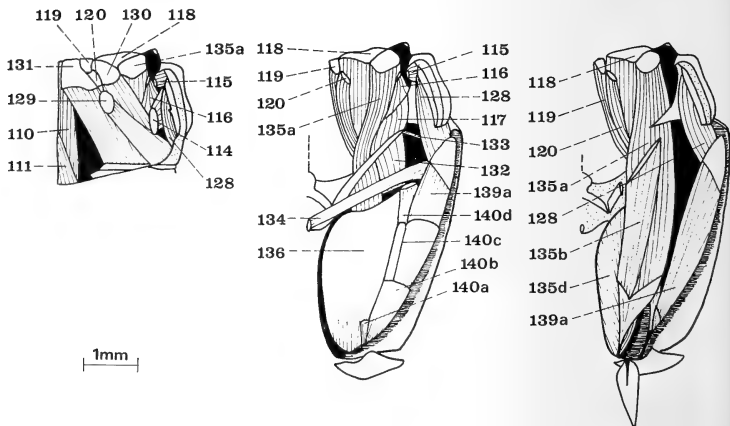


Abb. 1

Übersicht über die Muskulatur aus dem Mesothorax von *Periplaneta americana* (Muskulatur nach CARBONELL, 1947, im Adulttier).
Untersucht wurden die Muskeln 100, 134 und 135a.

Muskel 110, dorsaler Längsmuskel

Der dorsale Längsmuskel geht von Antecosta zu Antecosta. Seine mittlere Länge beträgt im Schlüpfstadium 370μ ($310\text{--}440\mu$), und im Querschnitt erreicht der grösste Durchmesser einen durchschnittlichen Wert von 290μ ($240\text{--}340\mu$) und der kleinste einen mittleren Wert von 26μ ($24\text{--}27\mu$). Er gliedert sich deutlich in 2 kleinere mediane und in ein grösseres laterales Muskelbündel (Abb. 5). Die Fasern des letzteren unterscheiden sich histologisch von denjenigen der medianen Bündel. Ich unterteile daher in der weiteren Beschreibung den dorsalen Längsmuskel in die Muskeln 110a (mediane Bündel) und 110 b (laterales Bündel). Beim Muskel 110a beträgt die durchschnittliche Faserzahl 23 ($18\text{--}25$), und die Faserquerschnittsfläche weist einen mittleren Wert von $60\mu^2$ ($30\text{--}110\mu^2$) auf. Die durchschnittliche Gesamtquerschnittsfläche des Muskels 110a beträgt $1380\mu^2$. Die Faserzahl des lateralen Bündels (110b) beträgt im Mittel 35 ($28\text{--}40$), und die Querschnittsfläche der einzelnen Fasern zeigt einen durchschnittlichen Wert von $115\mu^2$ ($50\text{--}280\mu^2$). Die Faserquerschnittsflächen variieren hier sehr stark. Die mittlere Gesamtquerschnittsfläche des Muskelsbündel beträgt $4010\mu^2$. Bei diesen wie bei den folgenden Querschnittsmessungen muss auf die Schrumpfung der Gewebe durch die histologische Technik hingewiesen werden. Sie kann bei allen Präparaten als gleich gross angenommen werden, da immer der gleiche Entwässerungsvorgang durchgeführt wurde. Damit ergeben sie gültige Grössenvergleiche.

Muskel 134, spinaler Beinmuskel

Der spinale Beinmuskel ist verglichen mit den anderen Extremitätenmuskeln schwach ausgebildet. Er geht aus von der 2. Spina und setzt an der inneren Verstärkungsleiste an, welche das Meron von der vorderen Coxalwand trennt. Er dient nach CARBONELL wahrscheinlich als Rotator. Das Muskelbündel ist durchschnittlich 580μ ($530\text{--}640\mu$) lang, und seine beiden mittleren Durchmesser betragen 55μ ($45\text{--}70\mu$) und 32μ ($20\text{--}40\mu$). Das ganze Muskelbündel weist eine durchschnittliche Fläche von $1120\mu^2$ auf. Die mittlere Querschnittsfläche der durchschnittlich 33 ($30\text{--}42$) Fasern beträgt $34\mu^2$ ($10\text{--}80\mu^2$).

Muskel 135a, tergaler Ast des Hauptdepressors des Beines

Der tergale Ast des Hauptdepressors des Beines entspringt am vorderen Teil des Tergums, zieht rostral des Pleuralarmes vorbei und setzt an der Trochantersehne an. Die durchschnittliche Faserlänge liegt je nach Ansatzstelle an der Trochantersehne zwischen 760 und 840μ . Die Durchmesser des Bündels sind schwer feststellbar, da die Grenzen zwischen den benachbarten tergalen Beinmuskeln 118, 119 und 120 (Abb. 1) nicht genau bestimmbar sind. Das gleiche gilt für die Bestimmung der Faserzahl. Da aber diese in den letzten Embryonal-

tagen nicht zunimmt, kann ich von einem früheren Stadium (nach 27 Entwicklungstagen), in dem die verschiedenen Beinmuskeln deutlich voneinander getrennt sind, aussagen, dass im Mittel etwa 65 Fasern (60—75) vorhanden sind. Die durchschnittliche Faserquerschnittsfläche beträgt im Schlüpfstadium $106\mu^2$ (65— $150\mu^2$). Somit ergibt sich eine mittlere Querschnittsfläche des ganzen Muskelbündels von $6850\mu^2$.

b. Histologie

Die Fasern der Beinmuskeln 134 (Ausnahme: einige ventral im Muskel gelegene dünne Fasern) und 135a, sowie das mediane Muskelbündel (110a) des dorsalen Längsmuskels entsprechen im Schlüpfstadium dem von TIEGS (1955) für *Blatta germanica* beschriebenen Tubulärtypus. Am Faserrand entspringen senkrecht zur Oberfläche lamellenförmige Fibrillenreihen (im Mittel 11 Lamellen pro 5μ Faserrand), die alle ungefähr gleich lang sind (2— $2,7\mu$). Sie teilen sich rege durch Längsspaltungen und ragen in den zentralen Plasmahof, in dem die Kerne in einer Längsreihe angeordnet sind (Abb. 6). Die durchschnittliche Kernlänge beträgt bei allen tubulären Fasern $13,5\mu$ (10— 18μ).

Im Faserlängsschnitt lassen sich die durchgehenden Z-Membrane feststellen, die mit dem Sarcolemm verbunden sind. Die Sarcomeren sind unterteilt in I- und Q-Bänder. Die Begrenzung des Q-Bandes fällt je nach Färbungszustand mit Hämatoxylin-Heidenhain durch dunklere Färbung auf, wie auch TEUTSCH (1970) in adulten Fasern festgestellt hat. M und N-Linien sind nicht sichtbar (Abb. 7). Die Sarcomerenlänge schwankt je nach Kontraktionszustand der Fasern um 3μ , und liegt somit tiefer als bei den von TEUTSCH und EDWARDS (1954) untersuchten imaginalen Muskeln (EDWARDS: Femurmuskel $4,33\mu$, Dorsolongitudinalmuskel $4,19\mu$. TEUTSCH: 169 und 177c $4,7\mu$, 178 $4,1\mu$).

Anders aufgebaut sind im Schlüpfstadium die Fasern des lateralen Bündels (110b) des dorsalen Längsmuskels. Die Myofibrillen sind undeutlich, scheinen aber über den ganzen Faserquerschnitt gleichmässig verteilt (Abb. 8). Die Kerne liegen unregelmässig zerstreut, teils peripher, teils zentral und sind mit einem mittleren Wert von $17,5\mu$ (12— 21μ) länger als diejenigen der tubulären Fasern. Die mittlere Sarcomerenlänge beträgt 7μ . Durchschnittlich $3,4\mu$ wird davon vom Q-Band eingenommen, deren Begrenzungen sich je nach Färbungszustand mit Hämatoxylin-Heidenhain durch dunklere Färbung abheben. Im I-Band ist im Gegensatz zum tubulären Muskeltypus eine deutliche N-Linie feststellbar (Abb. 9). Die Z-Membranen sind mit dem Sarcolemm verzahnt (Abb. 10).

Speziell muss ich noch auf den spinalen Beinmuskel (134) hinweisen. Hier fallen einige ventral des Bündels gelegene, sehr dünne Fasern auf. Ihre Querschnittsflächen liegen unter $20\mu^2$. Sie entsprechen nicht wie die andern Fasern des gleichen Muskels dem tubulären Typus, da die Myofibrillen wie beim Muskel 110b gleichmässig über den ganzen Faserquerschnitt verteilt sind. Die Kerne liegen meist

peripher. Im Gegensatz zum Muskel 110b treten aber in den durchschnittlich 3μ langen Sarcomeren keine N-Linien auf. Einzelne wenige Fasern zeigen Übergangsformen. Sie weisen einen schmalen Lamellenkranz auf, aber auch im zentralen Plasmahof liegen Myofibrillen (Abb. 11). Ihre Querschnittsflächen messen ungefähr $20\mu^2$. Handelt es sich bei diesen dünnen Fasern und beim lateralen Bündel des dorsalen Längsmuskels um einen grundsätzlich anderen Muskeltypus, oder ordnen sich die Myofibrillen erst im Laufe der weiteren Entwicklung am Faserrand entspringende Lamellen an? Die Übergangsformen und Querschnitte durch die Muskeln 110b und 134 im 2. Stadium, in dem alle Fasern tubulär sind, bestätigen letztere Vermutung. Die Myofibrillen, die im Schlüpfstadium histologisch ausdifferenziert sind (Abb. 9), ordnen sich erst bei zunehmenden Dickenwachstum der Fasern in Lamellen an. Hier hinkt die definitive Anordnung der Myofibrillen hintennach, so dass im Schlüpfstadium noch nicht alle untersuchten Muskelfasern dem tubulären Typus entsprechen. Diese Entwicklung hat auch TIEGS an den dünnen Fasern des tergalen Coxalmuskels von *Blatta germanica* während der Postembryonalentwicklung festgestellt.

B. ENTWICKLUNG DER MUSKELN

a. Entwicklungsstadien

Damit die Muskelentwicklung plastischer verfolgt werden kann, gebe ich als Einführung eine kurze Übersicht der wichtigsten Stadien in Bezug auf die äusseren morphologischen Merkmale sowie der Lage im Ei an, berechnet auf die mittlere Entwicklungsdauer von 30 Tagen (30°C).

Zeittabelle

Tage nach Entwicklungsbeginn	Merkmale
4	Embryo liegt oberflächlich in der Rundung des hinteren Eipols. Vorderende der Keimanlage zu einem Kopflappenpaar verbreitet; Thorax und Kopf segmentiert; Abdomen unsegmentiert; Konturen von Oberlippe, Kopf- und Thoraxextremitäten sichtbar.
5	Kopflappen: tragen Antennenknospen. Kopf- und Thoraxextremitäten: als kleine Buckel ausgebildet. Abdomen: unsegmentiert. Abdomenende: krümmt sich ventralwärts.
6	Abdomen: segmentiert. Abdominalsegmente 8-11: ventralwärts gekrümmt.

Tage nach Entwicklungs- beginn	Merkmale
7	Antenne: ungegliedert, reicht bis zur Maxillenknospe. Bein: gegliedert in Coxa- und Telopodit. Abdominalextrimitäten: als kleine Buckel ausgebildet.
11	Das Kopfende verlagert sich auf der ventralen Eiseite nach vorn. Das intensive Streckungswachstum beginnt. Antenne: ungegliedert, reicht bis zum 1. Abdominalsegment. Bein: gegliedert in Coxa, Trochanterofemur und Tibiotarsus. Abdominalsegment 8-11: Übergang von der Ventralkrümmung zum gestreckten Abdomenende.
13	Der ganze Embryo liegt parallel zur Längsachse des Eies. Er hat sich bis zu 80% der Eilänge gestreckt. Die Umwachsung der ganzen Dottermasse beginnt. Antenne: gegliedert, in der basalen Sprosszone Gliederung undeutlich; reicht bis zum 2. Abdominalsegment. Bein: Tarsus und Tibia abgegliedert; Tarsus noch einheitlich. Abdominalextrimitäten: zurückgebildet.
15	Streckungswachstum sowie Rückenschluss beendet; der Embryo nimmt das ganze Eivolumen ein. Komplexauge: etwa halbkreisförmige Anlage als verdickte Stelle der Epidermis auf der Seite des Kopfes und rostral der Antenne, unpigmentiert. Antenne: reicht bis zum 5. Abdominalsegment. Bein: Trochanter sichtbar, Tarsus noch nicht unterteilt.
17	Komplexauge: auf der gleichen Höhe wie die Antenne; zentral schwach rotbraun pigmentiert, Augenrand pigmentfrei. Bein: Gliederung des Tarsus beginnt. Abdomen: Bildung der unpigmentierten Sternal- und Tergalplatten beginnt.
20	Komplexauge: auf der Höhe zwischen der Antenne und der Mandibel; zentraler, rotbraun pigmentierter Streifen breitet sich zu den Augenrändern aus. Ommatidien im pigmentierten Teil sichtbar. Bein: Tarsus deutlich gegliedert. Abdomen: unpigmentierte Sternal- und Tergalplatten ausgebildet.
23	Komplexauge: Auge auf der Höhe der Mandibel in der endgültigen Lage; ganzes Auge pigmentiert, zentral dunkelbraun, Augenrand rotbraun; Omatidien überall feststellbar.
25	Komplexauge: ganzes, etwa halbkreisförmiges Auge dunkelbraun pigmentiert.
27	Bein: Deutlich pigmentierte Dornen bedecken die Tibia und den Femur. Pigmentierung des Praetarsus beginnt. Mandibel: Mandibelspitze pigmentiert.
30	Schlüpftag: Die jungen Tiere sind nach dem Verlassen des Kokons im Vergleich mit den Embryonen stark abgeplattet. Sie sind weiss, doch dauert die Pigmentbildung nur wenige Stunden. Die Antennen sind nach vorn gerichtet.

b. *Coelomsäckchenentwicklung und Myoblastenabgliederung*

Nach 4 Entwicklungstagen ist der Keimstreif in die beiden Keimblätter Mesoderm und Ektoderm unterteilt (Abb. 12). Die Kerne des Ektoderms haben alle ungefähr die gleiche Grösse, eine runde bis ovale Form und gleichen Chromatingehalt. Im Keimblatt liegen 2 bis 3 Kerne übereinander. In der ventralen Peripherie teilen sich die Kerne mitotisch; die Teilungsebenen liegen senkrecht zur Keimoberfläche. Neuroblasten sind noch nicht unterscheidbar. Das Ektoderm, das im Kopf und Thorax segmentiert ist, geht an den Rändern in das Amnion über und schliesst zusammen mit diesem die Amnionhöhle ein.

In jeder Seite des Keimstreifs liegt unter dem Ektoderm je eine ununterbrochene Längsreihe von Mesodermzellen. Die beiden Längsreihen sind wie das Ektoderm im Kopf und Thorax segmentiert. Die Gliederung wird dadurch deutlich, dass in den Segmentgrenzen die Zellschichten dünner sind. Im medianen Teil des Keimstreifs liegen keine Mesodermzellen.

Am 5. Tag entstehen die Ektodermausstülpungen. Es sind die ersten Anlagen der Extremitäten (Kopf- und Thoraxextremitäten). Sie werden von innen auf jeder Seite durch je eine Mesodermzellschicht ausgekleidet. An den Segmentgrenzen zerreißen diese anfänglich ununterbrochenen Mesodermschichten. Die dadurch entstandenen freien Ränder bewegen sich zusammen und verschmelzen miteinander (Abb. 13). So entwickeln sich zuerst noch ungegliederte, abgeschlossene Coelomsäckchen. Diese Entwicklung hat bereits FAUSSEK (1911) an *Blatta germanica* L. beobachtet. Am 6. Tag beginnen sich die Säckchen in den Thoraxsegmenten in je eine dorsale und ventrale Tasche zu gliedern. Letztere verlagert sich in die sich erweiternde Extremitätenknospe, und bereits am 9. Tag löst sie sich in Myoblasten auf, aus denen sich die Beinmuskeln entwickeln. Einzelne Myoblasten bilden sofort Plasmafäden aus, die sich gegen die Epidermis strecken und sich dort festheften (Abb. 14). Andere teilen sich mitotisch, bevor sie zu syncytialen Plasmasträngen verschmelzen.

Die dorsale Coelomtasche liefert ein äusseres somatisches- (Somatopleura) und ein inneres viscerales Blatt (Splanchnopleura). Am 11. Entwicklungstag werden von der Somatopleura längs des ganzen Segments Myoblasten abgegeben, die sich zur dorsalen Längsmuskulatur entwickeln (Abb. 15). Der dorsale Längsmuskel hinkt gegenüber den Beinmuskeln zu Beginn der Entwicklung zwei Tage hintennach. Doch wird dieser Rückstand in der histologischen Differenzierung rasch eingeholt. Die Splanchnopleura liefert die Darmmuskeln. Aus den Zellen der dorsalen Kante lösen sich zuerst Cardioblasten und anschliessend kleinere Zellen ab, die IBRAHIM (1958) in seiner Arbeit über die Organbildung im Embryo von *Tachycines* als Pericardialzellen bezeichnete. Er hat wie ich das Schicksal der Cardioblasten und Pericardialzellen nicht weiter verfolgt.

c. weitere Muskelentwicklung

Nach 11 Entwicklungstagen

Von den zukünftigen Beinmuskeln 134 und 135a ist je ein dünner Plasmastrang ausgebildet, allerdings noch nicht in der endgültigen Lage. Der Muskel 135a verläuft von der Anlage der Trochantersehne zum Primärtergit (Abb. 16). Aus dieser Zone muss noch das Ektoderm für die Körperseite und für den Rücken hervorgehen. Der Muskelansatz 135a wird im Laufe der Entwicklung von den nach dorsal verlagerten Epidermiszellen passiv mitgezogen, und der Muskel zieht sich stark in die Länge. Die Orientierung des Muskels erfolgt also, wie schon HINTON (1961) an Flugmuskeln von *Simulium ornatum* festgestellt hat, durch Verschiebung von Epidermiszellen.

Den gleichen Entwicklungsvorgang lässt sich auch beim spinalen Beinmuskel (134) verfolgen. Der Muskel verläuft von der Anlage der inneren Verstärkungsleiste der lateralen Coxalwand zum Epidermiswulst, der die Extremitätenknospe medial abgrenzt. Der Epidermiswulst gliedert in Richtung der Mediane Zellen des Sternums ab. So wird die bereits vorhandene sehr dünne, kernarme Epidermis des zukünftigen Sternums, die sich über dem Bauchmark gebildet hat, zu einer Zellschicht, wo die Zellen eng aneinander liegen. Gleichzeitig verschiebt sich mit dieser Abgliederung von Epidermiszellen die Ansatzstelle des Beinmuskels 134 medianwärts und bildet dort zusammen mit der Ansatzstelle des entsprechenden Muskels der Gegenseite am 15. Tag die Spina.

Die dünnen Plasmastränge der beiden Beinmuskeln enthalten noch wenige Kerne. Sie sind durchschnittlich 5μ breit und 9μ lang und strecken sich im Laufe der Entwicklung. Die Kerne sind vielfach dicker als die Plasmastränge, an die sich durch Mitose vermehrte Myoblasten anlagern, bevor sie mit den Strängen verschmelzen. Die Myoblastenkerne sind rund und haben einen mittleren Durchmesser von 6 bis 7μ . Sie werden von einem 1 bis 2μ dicken Plasmamantel umgeben.

Nach 13 Entwicklungstagen

Wir sind nun im Stadium, in dem sich die Anlagen der zukünftigen Beinmuskeln 134 und 135a infolge der Verschiebung ihrer Ursprungstellen sich intensiv strecken. Die endgültige Lage der zukünftigen Muskeln ist aber noch nicht erreicht. Die Plasmastränge haben an Umfang sehr stark zugenommen, sind aber noch nicht in zwei oder mehrere Stränge unterteilt. So beträgt die Querschnittsfläche des Plasmastranges des zukünftigen Muskels 135a $120\mu^2$. Sie ist grösser als diejenige einer durchschnittlichen Faser desselben Muskels im Schlüpfstadium ($106\mu^2$). Die durchschnittlich 10μ langen Kerne liegen randständig und sind deutlich abgeplattet (Abb. 17).

Auch beim dorsalen Längsmuskel verschmelzen nun die Myoblasten zu einem syncytialen Plasmastrang. In der Differenzierung ist er nun ungefähr gleich weit wie die Beinmuskeln nach 11 Entwicklungstagen. Obschon der dorsale

Rückenschluss noch nicht stattgefunden hat, erstreckt sich der neu entstandene Plasmastrang von Segmentgrenze zu Segmentgrenze.

Nach 15 Entwicklungstagen

Das Streckungswachstum und der dorsale Rückenschluss des Embryos ist beendet. Die endgültige Rumpfgrösse ist erreicht, während die Extremitäten bis zum Schlüpftag weiter an Grösse zunehmen. Die von mir untersuchten Muskeln haben ihre endgültigen Lagen gefunden. Die Hauptstreckungsperiode der Muskelanlagen ist beendet. Es fällt aber auf, dass die Beinmuskeln als Folge des andauernden Extremitätenwachstums sich bis zum Schlüpftag weit mehr dehnen als der dorsale Längsmuskel (spinaler Beinmuskel von durchschnittlichen 400 auf 580 μ , dorsaler Längsmuskel von durchschnittlichen 320 auf 370 μ).

Die Plasmastränge der beiden Beinmuskeln beginnen sich zu unterteilen. Es entstehen neue Stränge, die zunächst streckenweise miteinander verbunden bleiben. Die Zahl variiert deshalb von Schnitt zu Schnitt, so dass sie sich jetzt noch nicht genau bestimmen lässt.

Die Muskelanlagen sind umgeben von zusammenhängenden Fettkörperzellen und Hämolymphe, wobei letzteres in diesem Stadium noch überwiegt. Im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt das Fettgewebe auf Kosten des Dotters stark zu. Die einzelnen Fettzellen sind in ihrer Grösse sehr variabel. Ihre Durchmesser betragen zwischen 10 bis 35 μ . Sie sind gefüllt mit Sekrettropfen und enthalten einen grossen Kern (mittlerer Durchmesser 8 μ) mit einem gut ausgebildeten Nukleolus (Abb. 19). Transportleukocyten, wie ich sie bei der embryonalen Muskelentwicklung bei *Antheraea pernyi*, und wie sie EIGENMANN und BASLER bei der Entwicklung der imaginalen dorso-longitudinalen Flugmuskeln beim gleichen Tier entdeckt haben, fand ich bis zum Schlüpfstadium nicht. Sie übernehmen, wie es scheint, bei *Antheraea* die Funktion der Materialübertragung vom Fettkörper zu den im Aufbau befindlichen Muskeln (siehe S. 957). Bei *Periplaneta* werden die Aufbaustoffe direkt vom Fettgewebe an die Muskelanlagen abgegeben. Einschlüsse, die den Sekrettropfen der Fettzellen entsprechen, habe ich zwar in ihnen nie gefunden. Solche beschreibt SCHWAGER (1970) bei ihren Untersuchungen über die imaginale Entwicklung des dorso-longitudinalen Flugmuskels bei *Apis mellifica* L. Sie entsprechen dort den Vakuoleneinschlüssen der Transportleukocyten, die dann die Stoffe an die Muskelanlagen abgeben. Die Einschlüsse verschwinden beim Auftreten der Querstreifung.

Nach 17 Entwicklungstagen

Die Beinmuskeln 134, 135a und auch der dorsale Längsmuskel sind deutlich gegliedert in Plasmastränge, die dicht aufeinander liegen. Stellenweise treten zwischen den Strängen grössere Lücken auf. Sich vermehrende Myoblasten lagern

sich hier an die Stränge an und verschmelzen mit diesen (Abb. 18 u. 20), die nun deutliche Längsstrukturen, die Myofibrillen, zeigen. Kerne, die einen Bestandteil der Muskulanlage bilden, teilen sich nun nicht-mitotisch weiter. Die in Teilung befindlichen, im Mittel 20μ langen Kerne zeigen meist nur eine Einschnürung. Selten habe ich auch Kerne mit zwei bis fünf Einschnürungen gefunden (Abb. 21), die eine Länge bis zu 40μ erreichen.

Nach 20 Entwicklungstagen

In den Muskulanlagen treten die ersten Fasern auf. Diese sind untereinander nicht durch Plasmabrücken verbunden. In den zukünftigen, im Schlüpfstadium tubulären Fasern (Muskel 110a, Beinmuskel 134 mit Ausnahme der ventral gelegenen dünnen Fasern und Beinmuskel 135a) sind die Myofibrillen gleichmässig und locker über den ganzen Faserquerschnitt verteilt (Abb. 22). Die durchschnittlich 11μ langen Kerne liegen im Faserinnern einzeln hintereinander. In den noch vorhandenen Plasmasträngen können Kerne nebeneinander auftreten, die durch die folgende Aufteilung in die Fasern voneinander getrennt werden.

Ein anderes Bild in bezug auf die Myofibrillenverteilung und Kernlage zeigen diejenigen Fasern, die auch im Schlüpfstadium noch nicht tubulär sind (Muskel 110b und die ventral gelegenen dünnen Fasern des Beinmuskels 134). Hier sind die Myofibrillen über den ganzen Faserquerschnitt sehr dicht verteilt. Die Kerne liegen unregelmässig angeordnet einzeln hintereinander; sie sind nun beim Muskel 110b durchschnittlich 16μ lang. In späteren Stadien können hier innerhalb einer Faser 2 Kerne nebeneinanderliegen.

Nach der Abgliederung von den Plasmasträngen sind die Fasern von einem deutlichen Sarcolemm umgeben; an sie lagern sich nun keine Myoblasten mehr an.

Nach 23 Entwicklungstagen

Die Aufteilung der Muskeln in die Fasern ist abgeschlossen, deren Anzahl bis zum Schlüpfstadium nicht mehr zunimmt. Die mittlere Anfangsquerschnittsfläche der einzelnen Fasern der Beinmuskeln und des Muskels 110a beträgt rund $25\mu^2$. Doch variiert das nun folgende Dickenwachstum dieser drei Muskeln sehr stark. Beim Muskel 110b beträgt die durchschnittliche Querschnittsfläche der eben gebildeten Fasern $51\mu^2$ (Abb. 2).

Die intensive Kernvermehrung wird abgelöst durch eine starke Plasmazunahme. Ich habe in diesem und in den folgenden Stadien äusserst selten nicht-mitotische Kernteilungen gefunden. Auch Messungen der Kernzahl pro 100μ Faserlänge haben diese Beobachtungen bestätigt (Tabelle 3). Sie bleibt pro Längeneinheit bis zum Schlüpfstadium mehr oder weniger konstant. Die Kernvermehrung hält also mit der geringen Streckung der Muskeln ungefähr Schritt.

Die Myofibrillen der im Schlüpfstadium tubulären Fasern beginnen sich in Lamellen zu ordnen, die am Faserrand entspringen und senkrecht zur Faseroberfläche im Laufe der Entwicklung gegen das Zentrum wachsen. Jetzt sind sie erst in ihren ersten Ansätzen erkennbar. An Faserlängsschnitten zeigen sich bei allen untersuchten Muskeln regional Sarcolemmverzahnungen, die verbunden sind mit den schwach erkennbaren Z-Membranen als erste Andeutung der Querstreifung.

Nach 25 Entwicklungstagen

Die Muskelfasern sind durchgehend gegliedert in die Sarcomeren, in denen bereits die einzelnen Schichten der Querstreifung auftreten. Die Sarcomerenlänge schwankt bei den Beinmuskeln und beim Muskel 110a um $2,5\mu$ (Schlüpftag: 3μ) und beim Muskel 110b um 6μ (Schlüpftag: 7μ). Sie dehnt sich also noch bis zum Schlüpfstadium. Diese Feststellung lässt die Frage auftauchen, ob die Zahl der Sarcomeren vor der Streckung definitiv ist, oder ob die Vermehrung der Sarcomeren mit der Sarcomerendehnung parallel verläuft. Leider kann ich diese Frage nicht beantworten. Die Kleinheit meiner Untersuchungsobjekte bringt es mit sich, dass hier technische Grenzen gesetzt sind. Die einzelnen Muskeln können nicht isoliert werden. An Totalschnitten aber werden Fasern nie in ihrer ganzen Länge getroffen. Deshalb können die Sarcomeren einer ganzen Muskelfaser nicht gezählt werden. Ein Vergleich zwischen dem 25 Tage alten Embryo und dem Schlüpfstadium ist nicht möglich.

Die Lamellen der tubulären Fasern sind im Querschnitt nun $0,8$ bis 1μ lang, unabhängig vom sehr verschieden grossen Faserdurchmesser. Eine Abhängigkeit der Lamellenlänge vom Faserradius kann also jetzt, wie auch später im fertigen Embryo, nicht festgestellt werden. Innerhalb der gleichen embryonalen Stadien schwankt jetzt wie später die Dicke des Lamellenkranzes von Faser zu Faser wenig. Bei starkem Faserdickenwachstum bis zum Schlüpftag hält die Zunahme der Lamellenlänge mit derjenigen des Faserradius nicht Schritt (Tabelle 1, Muskel 135a im Vergleich mit Muskel 110a), was eine Vergrösserung des zentralen Plasmahofs nach sich zieht.

Die Lamellenlängen variieren innerhalb einer einzigen Faser jetzt wie auch im Schlüpfstadium (Abb. 6) nur unerheblich. Wie die Lamellenbilder von TEUTSCH (1970) bei der adulten Schabe aber zeigen, messen bei dieser in der gleichen Faser die Lamellen zwischen 3 und 26μ .

Nach 27 Entwicklungstagen

Die Ränder der Q-Bänder fallen bei allen Muskeln je nach Färbungszustand mit Hämatoxylin-Heidenhain durch dunklere Färbung auf. Die Lamellen der tubulären Fasern sind jetzt $1,4$ bis $1,8\mu$ lang.

TABELLE 1

*Zunahme der mittleren Faserquerschnittsfläche,
des mittleren Faserradius und der mittleren Lamellenlänge.*

Muskel 110a

Entwicklungstage	Faserquerschnittsfläche in μ^2	Faserradius in μ	Lamellenlänge in μ
25	29	3,1	0,9
Schlüpftag	60	4,4	2,3
Zunahme	$31\mu^2$	$1,3\mu$	$1,4\mu$

Muskel 135a

Entwicklungstage	Faserquerschnittsfläche in μ^2	Faserradius in μ	Lamellenlänge in μ
25	38	3,6	0,9
Schlüpftag	106	5,8	2,3
Zunahme	$68\mu^2$	$2,2\mu$	$1,4\mu$

Schlüpfstadium

Die mittlere Faserquerschnittsflächen haben mit Ausnahme des Beinmuskels 134 besonders in den letzten drei Tagen stark zugenommen (Abb. 2). Das Wachstum ist von Faser zu Faser ungleichmässig (Tabelle 2, Variationsbreite).

In den tubulären Fasern haben sich die Lamellen auf 2 bis $2,7\mu$ verlängert. Sie vermehren sich erst jetzt durch Längsspaltungen (Abb. 6). Die I-Bänder der Sarcomeren des Muskels 110b zeigen eine deutliche N-Linie (Abb. 9).

Im Schlüpfstadium sind die Muskeln funktionstüchtig. Die Larven verlassen mit eigener Kraft den Kokon und laufen sehr rasch.

Kern-Plasma-Relation

Die mittlere Anfangsquerschnittsfläche der Fasern ist nach 23 Entwicklungstagen mit Ausnahme des Muskels 110b praktisch bei allen untersuchten Muskeln

die gleiche. Die Kernzahl pro 100μ Faserlänge variiert von Muskel zu Muskel sehr wenig und bleibt bis zum Schlüpftag mehr oder weniger konstant (Tabelle 2). Dies beruht darauf, dass die nicht-mitotischen Kernteilungen, sobald die Faser-

FASERQUERSCHNITTSFLAECHE IN μ^2

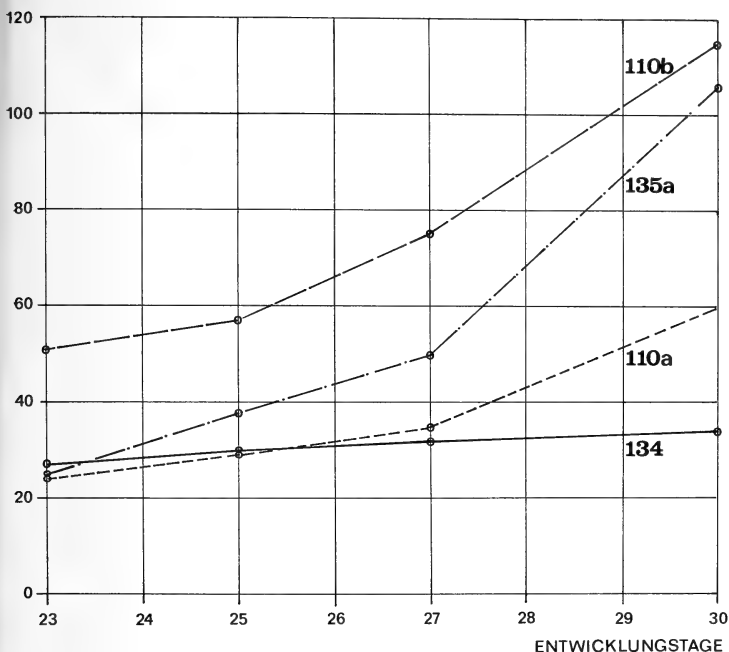


ABB. 2

Zunahme der mittleren Faserquerschnittsfläche bei *Periplaneta americana* während der embryonalen Entwicklung.

aufteilung beendet ist, stark zurückgehen. Die Phase der starken Kernvermehrung wird abgelöst durch eine von Muskel zu Muskel unterschiedlich intensive Plasmazunahme. Je weiter also die Entwicklung fortschreitet, desto mehr variieren die Kern-Plasma-Relationen innerhalb der untersuchten Muskeln, und desto mehr verschieben sie sich zu Gunsten des Plasmas (Tabelle 2).

Es muss bei diesen Betrachtungen berücksichtigt werden, dass das Plasma-Volumen nicht nur aus Grundplasma, sondern in den späteren Entwicklungsstagen

vor allem aus den sich stark vermehrenden Myofibrillen besteht. Das Volumen des Grundplasmas sowie dasjenige der Myofibrillen konnte nicht getrennt voneinander bestimmt werden, weil dem Auflösungsvermögen des Lichtmikroskopes hier Grenzen gesetzt sind.

Die Tabelle 2 gibt die mittlere Kernzahl pro 100 μ Faserlänge und die mittlere Faserquerschnittsfläche sämtlicher Muskelfasern aus 5 Tieren pro Stadium an. Beim Vergleich der Kerne wurde das eventuelle Wachstum der Kerne unter Polyploidisierung nicht berücksichtigt. Nach 23 Entwicklungstagen zeigen die Kerne der Beinmuskeln eine mittlere Länge von 11 μ (8–15 μ), und im Schlüpfstadium sind sie durchschnittlich 13,5 μ (10–18 μ) lang. In den Stadien strecken sich die sich nicht-mitotisch vermehrenden Kerne weiter in die Länge, während ihr Durchmesser eher abnimmt. TEUTSCH hat in ihren untersuchten Muskeln im 5. Stadium mittlere Kernlängen von 23 μ und im adulten Tier durchschnittliche Kernlängen von 26 μ gefunden. Es ist fraglich, ob hier die Kernstreckung von einer Polyploidisierung begleitet wird. Eine solche tritt während der Larvalentwicklung in den Kernen der dorsalen, abdominalen Längsmuskeln von *Apis mellifica* auf (RISLER, 1954). Hier teilen sich aber die Kerne vom 1. Larvenstadium bis zu ihrer Histolyse am Ende des 5. Stadiums nicht mehr. Eine Vermehrung des Kernmaterials kann nur allein auf dem Wege der Polyploidisierung erreicht werden. Im fertigen Bienenembryo selber betrachtet RISLER die Muskelkerne noch als diploid.

Die Kern-Plasma-Relation wurde durch folgende Formel berechnet ¹.

$$\text{Faservolumen pro 1 Kern} = \frac{\text{Faservolumen bei 100 } \mu \text{ Länge}}{\text{Kernzahl pro 100 } \mu \text{ Faserlänge}} = \frac{\text{Querschnittsfläche} \times 100 \mu}{\text{Kernzahl}}$$

TABELLE 2

Kern-Plasma-Relationen der untersuchten Muskeln bei Periplaneta in verschiedenen Entwicklungsstadien. Bei der Faserquerschnittsfläche wird das arithmetische Mittel und die Variationsbreite angegeben.

Muskel 110a

Entwicklungstage	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
23	3,3	24 (18-35)	730
25	3,2	29 (20-45)	910
27	3,1	35 (25-55)	1130
Schlüpftag	3,2	60 (30-110)	1870

¹ Es handelt sich bei dieser Berechnung nicht um die genaue Kern-Plasma-Relation, sondern um das einem Zellkern zugehörigen Faservolumen (Cytoplasma und Zellkern).

Muskel 110b

Entwicklungsstage	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
23	3,7	51 (30-90)	1380
25	3,7	57 (30-90)	1540
27	3,5	75 (40-125)	2140
Schlüpfstag	3,5	115 (55-210)	3290

Muskel 134

Entwicklungsstage	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
23	3,7	27 (8-50)	730
25	3,7	30 (8-60)	810
27	3,6	32 (10-70)	890
Schlüpfstag	3,5	34 (10-80)	970

Muskel 135a

Entwicklungsstage	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
23	3,3	25 (15-40)	760
25	3,2	38 (25-60)	1190
27	3,1	50 (35-80)	1610
Schlüpfstag	3,3	106 (65-150)	3200

zum Vergleich: Kern-Plasma-Relationen des Muskels 178 berechnet nach den Angaben von TEUTSCH

Alter	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
5. Larvenstadium	4,4	344	7820
Imago	3,6	396	11000

C. INNERVATION DER MUSKELN

Die Nervenentwicklung erfolgt in den segmentalen, zu beiden Seiten der Mediane liegenden Ektodermwülste, welche lateral begrenzt werden durch die Extremitätenknospen. Sie läuft der Muskelentwicklung voraus. Bereits nach 6 Entwicklungstagen, wenn die Gliederung der Coelomsäckchen in eine dorsale und ventrale Tasche beginnt, treten basal der Ektodermwülste Neuroblasten auf, welche mit einer dermatogenen Schicht bedeckt sind. Durch fortgesetzte inäquale Teilungen werden durch die Neuroblasten kleinere, plasmaärmere Tochterzellen abgegeben (Abb. 23). Die Teilungsebene liegt parallel zur Keimoberfläche. Die älteren Tochterzellen teilen sich am 7. Tag äqual senkrecht zur Keimoberfläche. Die Zellen, die diese zweite Teilung durchgemacht haben, sind die Neuronen, die sich zusammenballen und am folgenden Tag die Nervenfasern bilden (Abb. 24). Zu diesem Zeitpunkt ist das Coelomsäckchen unterteilt in eine ventrale und dorsale Tasche. Die ventrale löst sich nach neun Tagen in Myoblasten auf. Nervenfasern des zukünftigen, wichtigsten Beinnervs (nach PIPA/COOK, 1959, der 5. Nerv) reichen jetzt bis zum Telopoditen. Sie werden begrenzt durch wenige sich mitotisch teilende Zellen. So entsteht die Gliaschicht, die nach 11 Tagen deutlich ausgebildet ist. Nun liegen auch die ersten syncytialen Plasmastränge der Beinmuskelanlagen vor. Wie die Abbildung 25 zeigt, beginnen nun Nervenfasern mit den Muskelanlagen in Kontakt zu treten.

D. DISKUSSION

TEUTSCH (1970) untersuchte die Histologie einiger tubulärer Flug- und Beinmuskeln im 5. Stadium und im adulten Tier von *Periplaneta americana*. Sie fand keine grossen histologischen Unterschiede zwischen den beiden Stadien. Dagegen zeigen die tubulären Muskeln in dem von mir untersuchtem Schlüpfstadium gegenüber denjenigen des 5. Stadiums weitgehende Differenzen. Beim Vergleich der Werte der tubulären Fasern zwischen diesen beiden Stadien (Tabelle 3) muss berücksichtigt werden, dass ich nicht die gleichen Muskeln wie TEUTSCH untersuchen konnte.

Sämtliche von mir untersuchten tubulären Fasern enthalten am Faserrand senkrecht zur Oberfläche entspringende lamellenförmige Fibrillenreihen mit einem zentralen Plasmahof. Solche Fasern hat auch TIEGS (1955) im 1. Stadium von *Blatta germanica* festgestellt. Der zentrale Plasmahof ist nach TEUTSCH im 5. Stadium in den Fasern nicht mehr vorhanden. Sein Raum wird durch die länger gewordenen Lamellen eingenommen. Doch in vielen Fasern beginnt sich nach TEUTSCH wieder ein neuer Plasmahof auszubilden, der im Adulttier bei

TABELLE 3

Vergleich der Werte der tubulären Fasern

	Schlüpfstadium	5. Stadium	Imago
mittlere Faserquerschnittsfläche	110a: $60\mu^2$ 135a: $106\mu^2$	178: $344\mu^2$	178: $396\mu^2$
zentraler Plasmahof	vorhanden	fehlt	Faserquerschnittsfläche grösser als $220\mu^2$: vorhanden
Kernlage	im zentralen Plasmahof	Kerne verteilt auf die ganze Faserquerschnittsfläche	
Lamellenlänge	2-2,7 μ	*2-13 μ	*3-26 μ
Anzahl Lamellen pro 5 μ Faserrand	11	5-6	5-6
mittlere Kernzahl pro 100 μ Faserlänge	110a: 3,2 135a: 3,3	169: 4,2 177c: 4,1 178: 4,4	169: 3,7 177c: 3,8 178: 3,6
mittlere Sarcomerenlänge	3 μ		169: 4,7 μ 177c: 4,7 μ 178: 4,1 μ
Querstreifung		Z-I-Q-I-Z	

* Die Angaben der Lamellenlängen wurden aus TEUTSCH's Abbildungen ergänzt.

Fasern mit einer grösseren Querschnittsfläche als $220\mu^2$ wieder deutlich vorhanden ist.

Im Schlüpfstadium sind sämtliche Lamellen ungefähr gleich lang (2—2,7 μ), und pro 5 μ Faserrand sind 11 vorhanden. Die Vergleichswerte (Tabelle 3) zeigen, dass sich die Lamellen im Laufe der Entwicklung verlängern. Gleichzeitig werden die Lamellen dicker und weichen etwas auseinander. Als Folge des unterschiedlichen Wachstums variieren die Lamellenlängen bereits im 5. Stadium sehr stark.

In den tubulären Fasern des Schlüpfstadiums sind die Kerne im zentralen Plasmahof hintereinander angeordnet. Im Gegensatz zu Teutsch habe ich nie Kerne gefunden, die sich zwischen den Lamellen oder unmittelbar unter dem Sarcolemm befinden. Querschnitte durch die untersuchten Muskeln im 2. Stadium haben mir aber gezeigt, dass eine teilweise Verschiebung der Kerne in die Faserperipherie im Laufe der weiteren Entwicklung eintritt. TIEGS hat bei der postembryonalen Muskelentwicklung bei *Blatta* die gleiche Erscheinung beobachtet.

Nun noch einige Worte zu den Fasern des Muskels 110b. Die Myofibrillen ordnen sich hier erst während des 1. Stadiums als am Faserrand entspringende

Lamellen an. Alle ändern, im Schlüpfstadium noch nicht tubulären Fasern, scheinen die gleiche Entwicklung einzuschlagen. EDWARDS (1954) weist auf die Gleichheit der Thoraxmuskulatur bei der Imago der amerikanischen Schabe hin. Auch nach SMIT (1958) bestehen im adulten Tier nur biochemische Unterschiede zwischen den langsam und rasch kontrahierenden Muskeln. N-Linien in den Sarcomeren, wie ich sie nur im Muskel 110b (Abb. 9) im Schlüpfstadium entdeckt habe, werden von keinem Autoren beschrieben. Dagegen zeigen die ändern von mir untersuchten Muskeln im Schlüpfstadium die gleiche Sarcomerenunterteilung (Z-I-Q-I-Z, die Ränder des Q-Bandes fallen je nach Färbungszustand mit Hämatoxylin-Heidenhain durch dunklere Färbung auf), wie sie auch TEUTSCH und EDWARDS in adulten Fasern festgestellt haben.

Die Unterschiede der Strukturen der Fasern zwischen dem Schlüpfstadium und den Stadien, die TEUTSCH untersuchte (5. Stadium und Adulttier), zeigen, dass eine genauere Untersuchung der weiteren Muskelentwicklung in den frühen Stadien aufschlussreich wäre. So könnte die Wanderung der Kerne, das Wachstum der Lamellen, das Verschwinden des Plasmahofs sowie das Phänomen der im Schlüpfstadium noch nicht tubulären Fasern aufgeklärt werden. Lohnenswert wäre auch, die Kern-Plasma-Relation weiter zu verfolgen. TEUTSCH bezeichnet zu Recht ihre untersuchten Fasern von *Periplaneta* als kernarm. Zum Beispiel fand sie im 5. Stadium im CoxaSenker 178, der eine mittlere Faserquerschnittsfläche von $344\mu^2$ aufweist, 4,4 Kerne pro 100μ Faserlänge. Die Kern-Plasma-Relation (Tabelle 2) ist hier durch die weitere intensive Myofibrillenvermehrung noch mehr als bei den von mir untersuchten Fasern im Schlüpfstadium auf die Plasmaseite verschoben.

4. *ANTHRAEA PERNYI GUER.*

A. ÜBERSICHT ÜBER DIE BEARBEITETE MUSKULATUR IM SCHLÜPFSTADIUM

Es ist aufschlussreich, die embryonale Muskelentwicklung von *Periplaneta* mit derjenigen von *Antheraea* zu vergleichen. Die larvalen, dorso-longitudinalen Muskeln von *Antheraea* geben während ihrer Degeneration in der Vorpuppenzeit laufend Myoblasten frei (EIGENMANN). Diese verschmelzen zur gemeinsamen Anlage der imaginalen dorso-longitudinalen Flugmuskeln, deren Entwicklung EIGENMANN (1965) und BASLER (1970) verfolgte. In der Imago füllen sie die ganze mediane Hälfte des Mesothorax aus. Nicht so mächtig sind die echten Bewegungsmuskeln, die dorsalen und ventralen Längsmuskeln sowie die Dorso-ventralmuskeln, im 1. Larvenstadium ausgebildet. Wenn die Raupe kriecht, kontrahieren sich die dorsalen Längsmuskeln simultan mit den Dorsoventralmuskeln, welche die Beine im dahinterliegenden Segment abheben, und mit

den ventralen Longitudinalmuskeln des hinter diesem liegendem Segments (WIGGLESWORTH, 1953). Die eigentlichen Beinmuskeln sind daher nicht allein für die Fortbewegung verantwortlich. Sie sind mit Ausnahme des Klammer- und der Eigenmuskeln schwach ausgebildet. Die vielen kleinen Muskeln im Rumpf dienen dazu, einen ständigen Blutdruck aufrechtzuerhalten und damit einen gewissen Tugor zu erzeugen.

Die Auswahl der Muskeln musste wie bei *Periplaneta* stark eingeschränkt werden, da auch hier möglichst genau längs, respektive genau quer geschnittene Muskeln studiert werden sollten.

a. Anatomie

Als Grundlage verwendete ich beim Aufsuchen der Muskeln die Arbeit von LYONET (1760), die immer noch die beste Übersicht gibt.

Die untersuchten Muskeln im Mesothorax (Abb. 3):

dorsaler Längsmuskel A (dlmA)

tergaler Beinmuskel, wirkt als Abduktor (dvmA)

Sternalgratmuskel des Beines, wirkt als Adduktor (bmA)

Dorsaler Längsmuskel A (dlmA)

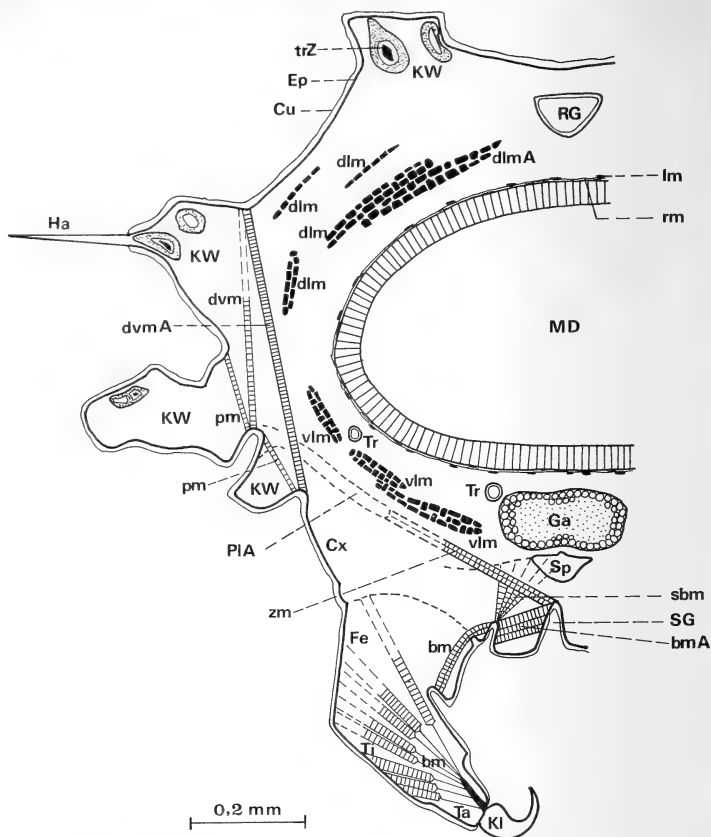
Die Raupen von *Antheraea pernyi* haben mehrere dorsale Längsmuskeln, die für die Fortbewegung wie erwähnt eine wesentliche Rolle spielen, und daher gut ausgebildet sind. Von diesen ist speziell der medianste, der dorsale Längsmuskel A (nach LYONET), gut auffindbar. Er zieht von Antecosta zu Antecosta, sein Muskelbündel ist durchschnittlich 345μ ($290-400\mu$) lang. Die mittlere Querschnittsfläche der durchschnittlich 29 ($24-31$) Fasern beträgt je $56\mu^2$ ($40-100\mu^2$). Das ganze Muskelbündel weist also eine mittlere Querschnittsfläche von $1630\mu^2$ auf.

Tergaler Beinmuskel (dvmA)

Der einzige, durchschnittlich 440μ ($420-470\mu$) lange tergale Beinmuskel, der als Abduktor dient, setzt dorso-lateral zwischen zwei Knopfwarzen an und verläuft parallel zur Segmentgrenze zum lateralen Hüfttrand. Seine mittlere Querschnittsfläche der durchschnittlich 17 ($14-20$) Fasern von $800\mu^2$ zeigt, dass dieser Muskel relativ schwach ausgebildet ist. Die mittlere Faserquerschnittsfläche beträgt $47\mu^2$ ($30-80\mu^2$).

Sternalgratmuskel des Beines (bmA)

Der Sternalgratmuskel ist der einzige mächtig ausgebildete Beinmuskel und dient als Klammermuskel. Seine durchschnittlich 55 ($49-62$) Fasern mit einer



bm	Beinmuskel
bmA	Sternalgratmuskel des Beines
Cu	Cuticula
Cx	Coxa
dlm	dorsaler Längsmuskel
dlmA	dorsaler Längsmuskel A
dvm	Dorsoventralmuskel
dvmA	tergaler Beinmuskel
Ep	Epidermis
Fe	Femur
Ga	Ganglion
Ha	Haar
Kl	Klaue
KW	Knopfwarze

MD	Mitteldarm
PIA	Pleuralarm
pm	Flaurarmuskel
RG	Rückengefäß
rm	Ringmuskel
Sp	Spina
SG	Sternalgrat
Ta	Tarsus
Ti	Tibia
Tr	Trachee
trZ	trichogene Zelle
vlm	ventraler Längsmuskel
zm	Zwischenmuskel

mittleren Länge von 120μ (110 – 130μ) entspringen vom Sternalgrat und setzen am medianen Hüfttrand an. Die mittlere Faserquerschnittsfläche liegt bei $51\mu^2$ (25 – $130\mu^2$), und die gesamte durchschnittliche Querschnittsfläche des Muskels beträgt $2800\mu^2$.

b. Histologie

Alle untersuchten Muskeln zeigen den gleichen histologischen Aufbau. Die Myofibrillen sind über den ganzen Faserquerschnitt gleichmässig verteilt. Die Kerne mit einer durchschnittlichen Länge von $7,5\mu$ (5 – 10μ) liegen einzeln an der Faseroberfläche, zentral begrenzt durch die Myofibrillen, peripher durch das Sarcolemm (Abb. 26). Die Muskeln müssen wie die von EIGENMANN (1965), BIENZ (1968) und BASLER (1969) untersuchten dorso-longitudinalen Flugmuskeln den von PRINGLE (1957) als "close packed" beschriebenen Muskelfasern zugeordnet werden.

Im Längsschnitt lassen sich deutlich die Z-Linien unterscheiden, die mit dem Sarcolemm verbunden sind (Abb. 26). Eine N-Linie beidseits der Z-Membran im I-Streifen habe ich nicht gesehen. Die Sarcomerenlänge schwankt je nach Kontraktionszustand um $3,5\mu$. Das Q-Band nimmt als ein dunkler Streifen etwa die Hälfte der Sarcomerenlänge ein. Eine Aufhellung (Hensen'sche Zwischenscheibe), der das Q-Band unterteilt, konnte ich nicht erkennen (Abb. 27). Hingegen zeigten nach Bodian gefärbte Präparate eine Andeutung einer M-Linie. BIENZ hat in ihren elektronenoptischen Untersuchungen über die imaginale Struktur der dorso-longitudinalen Flugmuskeln allerdings keine M-Linien in den Sarcomeren festgestellt.

B. ENTWICKLUNG DER MUSKELN

a. Entwicklungsstadien

Ich gebe hier eine kurze Übersicht der Merkmale, die die untersuchten Embryonalstadien charakterisieren. Die Zeittabelle ermöglicht die genaue Altersbestimmung der einzelnen Embryonen bei einer mittleren Entwicklungsdauer von 10 Tagen (25°C).

ABB. 3

Übersicht über die Muskulatur aus dem Mesothorax von *Antheraea pernyi* im 1. Raupenstadium (Aufeinanderfolgende Querschnitte wurden berücksichtigt). Untersucht wurde der dorsale Längsmuskel A (dlmA), der tergale Beinmuskel (dvmA) und der Sternalgratmuskel des Beines (bmA).

Zeittabelle

Tage nach Entwicklungsbeginn	Merkmale
1,5	Kopflappenstadium: Versenkte, dorsalgekrümmte Keimanlage auf der einen Eiseite; Amnion und Serosa durch einen mit Nahrungsdotter erfüllten Zwischenraum voneinander getrennt. Segmentierung: abgeschlossen. Kopf- und Thoraxextremitäten: als kleine Buckel ausgebildet.
2,5	Die seitlichen ektodermalen Randpartien beginnen einen kleinen Teil der Dottermasse zu umwachsen; Rest des Dotters bleibt extraembryonal; Umwachsung im Abdomen weiter fortgeschritten als im Thorax. Kopfkapsel: ausgebildet. Abdominalexteimitäten: in A1-A6 als kleine Buckel ausgebildet.
3,5	Rückenschluss ausser im 2. und 3. Thoraxsegment, wo dorsal noch ein Schlitz offen bleibt, beendet. Bein: gegliedert in Coxa- und Telopodit. Abdominalexteimitäten: in A1 und A2 zurückgebildet; in A3-A6 entstehen Afterfüsse.
4	Umrollung des Embryos; Übergang vom versenkten, dorsalgekrümmten zum oberflächigen, ventralgekrümmten Embryo. Rückenschluss im 2. Thoraxsegment noch nicht beendet. Bein: gegliedert in Coxa, Trochanterofemur und Tibiotarsus.
4,5	Umrollung und Rückenschluss des Embryos beendet; extraembryonaler Dotter vom embryonalen getrennt. Intensive Grössenzunahme des Embryos bis zum Schlüpftag auf Kosten des extraembryonalen Dotters, der durch den Mund aufgenommen wird. Bein: gegliedert in Coxa, Trochanterofemur, Tibia and Tarsus.
5,5	Bein: Gliederung abgeschlossen, Klaue deutlich erkennbar. Körperhaare: Die ersten Anlagen treten auf.
6,5	Die Ocellen treten auf.
7,5	Bein: Pigmentierung der Klaue beginnt. Mandibel: ventrale Mandibelränder pigmentiert. Körperhaare: schwach pigmentiert.
8,5	Bein: Klaue tiefgelb. Mandibel: ganze Mandibel tiefgelb. Körperhaare: pigmentiert. Kopfkapsel: Pigmentierung der Kopfkapsel beginnt.
9,5	Der extraembryonale Dotter ist aufgebraucht. Die Pigmentierung der ganzen Körperoberfläche beginnt. Kopfkapsel: tiefgelb.
10	Schlüpftag: Kopfkapsel, Mundextremitäten und Klauen gelb; Knopfwärzen, Körperhaare und Abdominalunterseite weiss; übrige Körperteile schwarz.

b. Muskelentwicklung

Am 2. Entwicklungstag ist der Keimstreif in die beiden Keimblätter Ektoderm und Mesoderm unterteilt, die durchgehend segmentiert sind. Die segmentalen Coelomsäckchen liegen in den lateralen Teilen des Keimstreifs. Sie sind bei *Anthraea* wie allgemein bei den Lepidopteren klein und entsprechen nur den dorsalen Abschnitten der Coelomsäckchen von *Periplaneta*. In den Extremitätenknospen liegen keine Coelomtaschen, sondern von Anfang an Zellen, die sich vom Mittelstrang abgliedern, der zwischen den lateralen Coelomsäckchen liegt.

Am 3. Entwicklungstag lösen sich die Coelomsäckchen in einzelne Zellen auf. Die Myoblasten bilden zusammen mit den Myoblasten des Mittelstranges eine kompakte Masse. Sie haben einen mittleren Durchmesser von 4 bis 5 μ , ihr grosser Kern wird von einem dünnen Plasmamantel umgeben. Viele teilen sich mitotisch. Einzelne Myoblastengruppen lassen sich nicht voneinander isolieren; die Myoblasten verschmelzen am Ende des 3. Entwicklungstages zu kernhaltigen Plasmasträngen.

4. Entwicklungstag

Die ektodermalen Randpartien umwachsen im Gegensatz zu *Periplaneta* nur einen Teil des gesamten Dotters. Daher bleibt bereits jetzt dorsal gegen den extraembryonalen Dotter hin nur noch ein kleiner Spalt frei. Die Anlagen der dorsalen Längsmuskeln ziehen als gemeinsamen Plasmastrang von Segmentgrenze zu Segmentgrenze (Abb. 28). Der tergale Beinmuskel ist zusammen mit anderen zukünftigen Dorsoventralmuskeln als ein mächtiger Strang vorhanden. Ventral entsteht nur ein Muskel, der von Anfang an deutlich erkennbar ist. Sein Ansatz befindet sich an der medianen Coxawand; seine Ursprungsstelle am Sternit stellt eine verdickte epidermale Zellschicht medial der Extremitätenknospe dar. Sie verschiebt sich später gegen die Mediane (Abb. 31) und bildet am 6. Tag zusammen mit der Ansatzstelle des entsprechenden Muskels der Gegenseite den Sternalgrat. Wir haben hier ähnliche Verhältnisse vor uns, wie bei der Entwicklung des spinalen Beinmuskels von *Periplaneta americana* in der entsprechenden Phase. Dagegen nehmen der dorsale Längsmuskel A und der tergale Beinmuskel als erste Anlagen fast die endgültigen Lagen ein.

In den Muskelanlagen treten vereinzelt auffallend grosse Kerne auf. Sie haben eine Länge von rund 10 μ und fallen gegenüber den anderen kleineren Kernen (mittlere Länge 5 μ) durch eine geringere Chromatindichte auf (Abb. 28). Aus diesen Kernen gliedern sich neue Kerne durch nicht-mitotische Teilungen ab (Abb. 29). Mitotische Kernteilungen können in den Plasmasträngen wie auch später in den Fasern nie festgestellt werden.

5. *Entwicklungstag*

Die gemeinsamen Anlagen der dorsalen Längs- und der Dorsoventralmuskeln haben sich in die einzelnen Muskelanlagen aufgespalten. Der dorsale Längsmuskel A wie der tergaie Beinmuskel liegen als je ein syncytialer Plasmastrang vor. Mitotisch sich teilende Myoblasten lagern sich an die Stränge (Abb. 30) und verschmelzen mit diesen. Darauf strecken sich die Kerne. Einzelne, die durch ihre Grösse und durch ihre geringe Chromatindichte auffallen, teilen sich nicht-mitotisch weiter.

Der dorsale Rückenschluss des Embryos ist beendet. Durch diesen Vorgang wurde der embryonale vom extraembryonalen Dotter getrennt. Letzterer wird vom immer grösser werdenden Embryo im Laufe der weiteren Entwicklung allmählich durch den Mund in den Mitteldarm aufgenommen. Jetzt setzt die starke Volumenzunahme des Körpers ein. Eine intensive Streckung der Muskelanlagen bis zum Schlüpftag beginnt. Die Anlage des tergaie Beinmuskels streckt sich noch durchschnittlich von 240μ auf 440μ , die des Sternalgratmuskels des Beines von 35 auf 120μ und die des dorsalen Längsmuskels A von 190 auf 345μ . Auffallend ist, dass der Sternalgratmuskel sich bis zum Schlüpftag am meisten dehnt. Er hat im Gegensatz zu den anderen Muskeln jetzt nach dem dorsalen Rückenschluss seine endgültige Lage noch nicht erreicht (Abb. 31). Er wird immer noch durch die Verschiebung der Urprungsstelle in die Mediane stark gestreckt.

6. *Entwicklungstag*

Am 6. Entwicklungstag teilen sich die je einen einzigen Plasmastrang darstellenden Muskelanlagen in die Fasern auf. Zunächst unterteilt sich der Strang in kleinere Stränge, die sich weiter spalten, bis die endgültige Faserzahl erreicht worden ist. In den dünnen Strängen treten meistens 2 Myofibrillenbündel auf (Abb. 32), die bei der Faserbildung verteilt werden, so dass die Faser schliesslich nur ein zentrales dünnes Bündel enthält. Innerhalb der Fasern nehmen die nicht-mitotischen Kernteilungen ab, und die Kernzahl bleibt pro Längenheit bis zum Schlüpftag mehr oder weniger konstant (Tabelle 4). An die Fasern lagern sich keine Myoblasten mehr an.

7. *Entwicklungstag*

Die Faseraufteilung ist überall abgeschlossen. Die Myofibrillenbündel nehmen zunächst an Umfang auf Kosten des Grundplasmas stark zu. Zwischen den Fasern liegen runde Zellen mit tröpfchenförmigen Einschlüssen, die Transportleukocyten (Abb. 33). Ich fand sie bis zum Schlüpfstadium, sie haben einen mittleren Durchmesser von 12μ . Innerhalb der Fasern treten keine Einschlüsse auf, die denjenigen der Transportleukocyten entsprechen. Transportleukocyten befinden sich auch im Fettkörper (Abb. 34), der an Masse bis zum Schlüpftag zunimmt. Fettkörper-

zellen mit vielfach eckigen Kernen sind reich an Fettvakuolen und liegen nie zwischen den Fasern.

Neben den Transportleukocyten liegen zwischen den Fasern und im Fettkörper plasmaarme Leukocyten (Abb. 34). Ich deute die Verteilung dieser Zellen gleich wie Basler die Verhältnisse während der Entwicklung der imaginalen Muskeln in der Puppe: Die plasmaarmen Leukocyten entnehmen dem Fettkörper Stoffe und wandeln sich in Transportleukocyten um. Die Einschlüsse werden für die Aufbauvorgänge der Muskelanlagen benützt. Nach ihrer Abgabe verschieben sich die nun wieder plasmaarmen Leukocyten in den Fettkörper, und der Zyklus beginnt von neuem.

Am 7. Tag treten in den einzelnen Muskelfasern die ersten Z-Linien und die mit ihnen verbundenen Sarcolemmverzahnungen regional auf und breiten sich allmählich über die ganze Faser aus. Die Sarcomerenlänge beträgt wie im Schlüpfstadium $3,5\mu$.

8. Entwicklungstag

Die durchschnittlichen Faserquerschnittsflächen vergrössern sich trotz der vielen Transportleukocyten zwischen den Fasern nicht. Vorhandenes Grundplasma wandelt sich weiter in Myofibrillen um, bis nur noch ein dünner Sarcoplasma-mantel übrig bleibt, der auffällt durch die kernhaltigen Vorwölbungen. Bei allen untersuchten Muskeln sind die Z-Linien und die Sarcolemmverzahnungen durchgehend vorhanden. Auch die einzelnen Schichten der Querstreifung in den Sarcomeren werden besonders bei Bodianfärbung deutlich erkennbar.

Entwicklung bis zum Schlüpfstadium

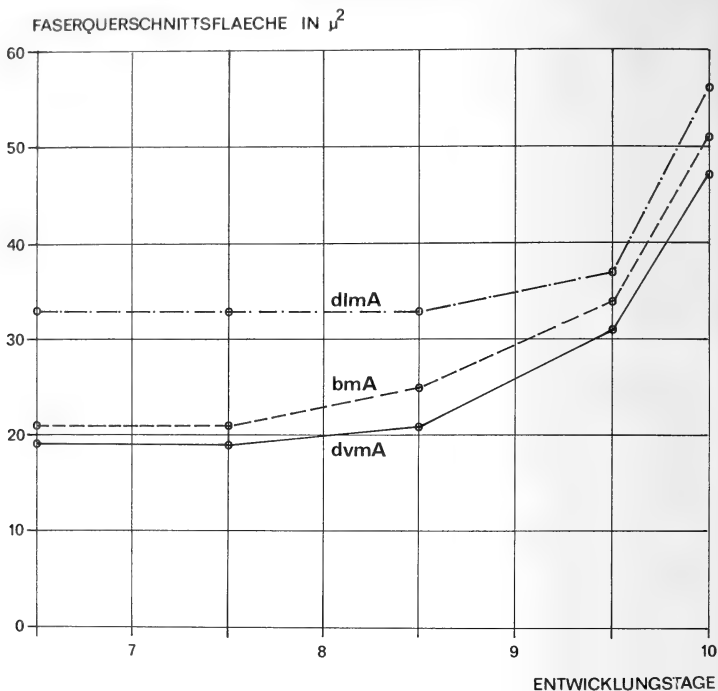
Die letzte Phase der Entwicklung ist gekennzeichnet durch starkes Dickenwachstum der Fasern (Abb. 4), das sein Maximum im letzten halben Tag erreicht. Lichtmikroskopisch scheinen sich die Myofibrillen durch Längsteilungen zu vermehren. Der Fettkörper vergrössert sich auf Kosten des Dotters, und die Transportleukocyten werden noch zahlreicher. Eine Abnahme der Stoffüberträger und des Fettkörpers ist hier also nicht wie am Ende der Entwicklung der imaginalen dorso-longitudinalen Flugmuskeln (BASLER) festzustellen. Die Muskeln nehmen ja auch im Gegensatz zur Imago in den Raupenstadien an Masse weiter zu.

Im Schlüpfstadium sind die Muskeln funktionstüchtig; die Raupen laufen sofort von der Eischale weg.

Kern-Plasma-Relation

Die Kernvermehrung eilt bis zum Moment der endgültigen Faseraufteilung (7. Entwicklungstag) dem Plasmawachstum voraus. Dann bleibt die Kernzahl pro 100μ Faserlänge bis zum Schlüpfstadium in gewissen Grenzen konstant. Da das starke Streckungswachstum der Muskeln bis zum Schlüpftag anhält,

muss hier die Kernzahl erheblich vergrößert werden, im Gegensatz zu *Periplaneta*, wo sie fast stationär bleibt. Ein Schub reger Kernvermehrung, der aber der Plasma-



- dlmA dorsaler Längsmuskel A
 bmA Sternalgratmuskel des Beines
 dvmA tergaler Beinmuskel

ABB. 4

Zunahme der mittleren Faserquerschnittsfläche bei *Antheraea pernyi* während der embryonalen Entwicklung.

vermehrung doch nicht entspricht, fällt dabei vor allem unmittelbar vor dem Schlüpfstag auf (Tabelle 4).

Die Kern-Plasma-Relationen aller untersuchten Muskeln verschieben sich nach der Faseraufteilung bis zum 9. Entwicklungstag langsam, dann aber sehr

stark zu Gunsten des Plasmas (Tabelle 4). Dabei ist zu beachten, dass am 7. Entwicklungstag der grösste Teil des Plasmas aus Grundplasma besteht. Die noch sehr kleinen Myofibrillenbündel nehmen bis zum 9. Entwicklungstag auf Kosten des Grundplasmas an Umfang zu. Die Faserquerschnittsflächen bleiben zunächst praktisch gleich; dann erst setzt das intensive Dickenwachstum der Fasern ein (Abb. 4). Die Kernstreckungen sind sehr gering (7. Entwicklungstag: mittlere Kernlänge 7μ , Schlüpfstag: mittlere Kernlänge $7,5\mu$) und fallen nicht ins Gewicht. Die Berechnung der Kern-Plasma-Relationen erfolgte gleich wie bei *Periplaneta*, und die angegebenen Werte beziehen sich nicht nur auf das Grundplasma, sondern auf das Gesamtvolumen der Fasern.

TABELLE 4

Kern-Plasma-Relationen der untersuchten Muskeln bei Antheraea in verschiedenen Entwicklungsstadien. Bei der Faserquerschnittsfläche wird das arithmetische Mittel und die Variationsbreite angegeben.

dorsaler Längsmuskel A

Entwicklungstage	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
7.	4,5	33 (20-60)	730
8.	4,5	33 (20-60)	730
9.	4,2	33 (20-60)	790
10.	3,9	37 (20-60)	950
Schlüpfstag	4,4	56 (40-100)	1270

tergaler Beinmuskel

Entwicklungstage	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
7.	3,7	19 (10-40)	510
8.	3,7	19 (10-40)	510
9.	3,7	21 (15-40)	570
10.	3,1	31 (15-55)	1000
Schlüpfstag	3,5	47 (30-80)	1340

Sternalgratmuskel des Beines

Entwicklungstage	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
7.	4,5	21 (10-40)	470
8.	4,2	21 (10-40)	500
9.	4,2	25 (15-50)	590
10.	3,5	34 (20-65)	970
Schlüpfstag	4,1	51 (25-130)	1240

zum Vergleich: Kern-Plasma-Relation der imaginalen dorso-longitudinalen Flugmuskeln (Basler).

	Kernzahl/100 μ	Faserquerschnittsfläche in μ^2	1 Kern/ μ^3 Faservolumen
	34	2460*	7127

* Fläche aus den Angaben von BASLER berechnet.

C. INNERVATION DER MUSKELN

Die Nervenentwicklung läuft der Muskelentwicklung voraus. Die Anfangsphasen verlaufen gleich wie bei *Periplaneta*. Am 2. Entwicklungstag beginnen die rundlichen Neuroblasten mit durchschnittlichem Durchmesser von 15 μ durch fortgesetzte inäquale Teilungen kleinere, plasmaärmere Tochterzellen (mittlerer Durchmesser 9 μ) abzugeben. Die älteren Tochterzellen teilen sich äqual senkrecht zur Keimoberfläche. Die Zellen, die diese zweite Teilung durchgemacht haben, werden zu Neuronen; sie bilden am 3. Tag die Nervenfasern aus. Zu diesem Zeitpunkt gliedern sich die Myoblasten von den Coelomsäckchen ab. Am 4. Entwicklungstag reichen Mesothorakalnerven bis in die Extremitätenanlagen. Eigentliche Ansatzstellen habe ich am 4. Entwicklungstag an den ersten Muskelanlagen (kernhaltige Plasmastränge) und auch später an den einzelnen Fasern nicht finden können.

D. DISKUSSION

Über die embryonale Muskelentwicklung der Lepidopteren fand ich in der Literatur keine Angaben. Eingehend behandelten aber EIGENMANN, BIENZ und BASLER die Entwicklung der imaginalen dorso-longitudinalen Flugmuskeln bei

meinem Objekt *Antheraea pernyi*. Ich vergleiche diese Untersuchungen mit meinen Ergebnissen, um die wesentlichen Unterschiede und Übereinstimmungen aufzuzeigen (Tabelle 5), soweit sie noch nicht erwähnt wurden.

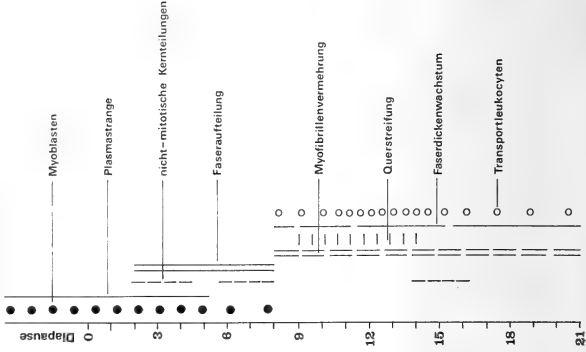
Zuerst muss ich auf die verschiedenen Entwicklungszeiten hinweisen. Bei der Entwicklung der imaginalen dorso-longitudinalen Flugmuskeln stehen nach der Diapausepuppe bei 25° C 21 Tage zur Verfügung. Der Start beginnt bereits mit je einem Plasmastrang. Nach 8 Entwicklungstagen ist die Faseraufteilung abgeschlossen, und in den letzten 13 Tagen differenzieren sich die Fasern histologisch aus und nehmen an Umfang stark zu. Im Embryo setzt die Muskelentwicklung bei der gleichen Temperatur am dritten Entwicklungstag ein (Abgliederung von Myoblasten von den Coelomsäckchen). Die Faseraufteilung ist zu Beginn des 7. Entwicklungstags abgeschlossen, bevor die Querstreifung und die intensive Vermehrung der Myofibrillen einsetzt.

Die Bildungszellen der Muskeln sind die Myoblasten. Beim Embryo gliedern sie sich von den Coelomsäckchen und vom Mittelstrang ab. Bei der Entwicklung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln stammen sie aus den Kernen und aus dem Plasma der in der Vorpuppe abgebauten larvalen Muskelfasern der dorso-longitudinalen Muskeln (EIGENMANN). In beiden Fällen sind sie rund, und ihre Kerne werden von einem dünnen Plasmamantel umgeben. Die Myoblasten verschmelzen zu syncytialen Plasmasträngen. Die Anlagen der 5 Bündel des Flugmuskels stellen zunächst einen gemeinsamen Plasmastrang dar, bevor die Aufteilung am 3. Tag in die 5 Bündel einsetzt (BASLER u. EIGENMANN). Das gleiche Bild zeigt sich im Embryo. Hier ziehen zum Beispiel am 4. Tag sämtliche dorsalen Längsmuskeln als gemeinsame Anlage (Abb. 28) von Segmentgrenze zu Segmentgrenze; erst am 5. Tag erfolgt ihre Aufgliederung.

Bei beiden Entwicklungen laufen die weiteren Differenzierungen gleich ab. Myoblasten lagern sich an die kernhaltigen Plasmastränge an, verschmelzen mit diesen, strecken sich und teilen sich nicht-mitotisch weiter. Während dieser starken Kernvermehrung teilen sich die Plasmastränge in die einzelnen Fasern auf. Noch bevor die Faseraufteilung abgeschlossen wird, nehmen die Muskelanlagen durch Verschiebung von Epidermiszellen ihre endgültigen Lagen ein. Die Flugmuskeln erreichen sie vor dem 9. Tag (BASLER). Sobald nur noch Fasern vorliegen, nimmt ihre Zahl in der embryonalen wie in der Entwicklung der imaginalen Muskeln bis zum Schlüpftag der Raupe beziehungsweise der Imago nicht mehr zu. An die Fasern lagern sich keine Myoblasten mehr an. Dagegen beginnt die histologische Differenzierung der sich stark vermehrenden Myofibrillen, während die Kernvermehrung abnimmt. Die Kern-Plasma-Relationen nehmen zu Gunsten des Plasmas zu. So fand BASLER am Ende der Faseraufteilung 1 Kern pro $800\mu^3$ Plasma. Am Schlüpftag der Imago stellte er ein mittleres Verhältnis von einem Kern pro $7127\mu^3$ fest. Im Embryo beträgt zum Beispiel die mittlere Kern-Plasma-Relation des dorsalen Längsmuskels A am 7. Tag nach der Faseraufteilung

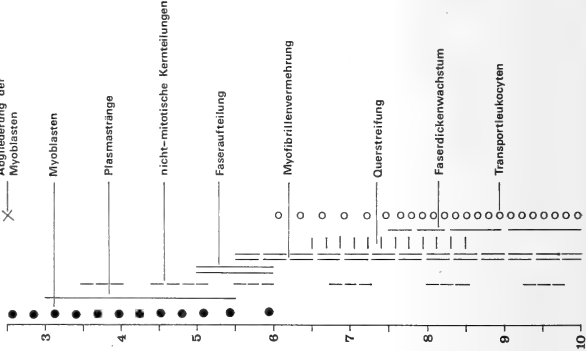
imaginale Entwicklung
Antheraea

ENTWICKLUNGSTAGE



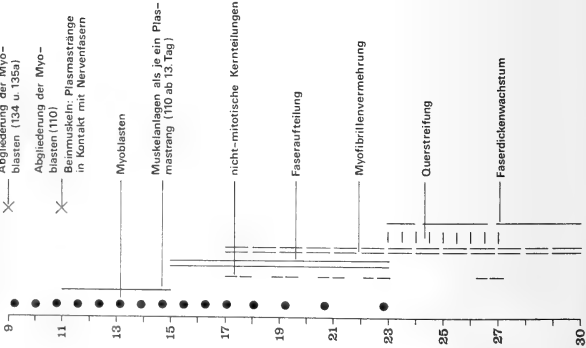
embryonale Entwicklung
Antheraea

ENTWICKLUNGSTAGE



embryonale Entwicklung
Periplaneta

ENTWICKLUNGSTAGE



1 Kern pro $730\mu^3$, am 9. Tag 1 Kern pro $790\mu^3$ und im Schlüpfstadium 1 Kern pro $1270\mu^3$ (Tabelle 4). Die Zunahme der Myofibrillen erfolgt im Embryo bis zum 9. Entwicklungstag auf Kosten des Grundplasmas. Die Faserquerschnittsflächen bleiben zunächst praktisch gleich; erst dann setzt das intensive Dickenwachstum der Fasern ein.

Im 1. Raupenstadium weisen die Myofibrillen einen histologischen Zustand auf, der bei der Entwicklung der imaginalen dorso-longitudinalen Flugmuskeln bereits am 12. Tag auftritt. Das Q-Band wird nicht durch die Hensen'sche Scheibe unterteilt. Z-Linien, Sarcoplasma und Sarcolemm zeigen die normale Struktur. Vereinzelt liegen bei den Flugmuskeln am 12. Entwicklungstag aber noch Kerne zwischen den Myofibrillen (BASLER). Solche Bilder habe ich bei der embryonalen Muskelentwicklung nie gesehen. Hier werden bei der histologischen Differenzierung die Kerne durch das an Umfang stets zunehmende Myofibrillenbündel in die Faserperipherie, in das Sarcoplasma, verdrängt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung der Flugmuskeln lässt sich am 15. Tag die Hensen'sche Scheibe als Aufhellung sehen (BASLER). Nun besteht die Möglichkeit, dass im späteren 1. Raupenstadium diese Scheiben in den Fasern auch auftreten, oder vielleicht heben sich histologisch die Muskelfasern der von mir untersuchten Larvalmuskeln durch diesen Unterschied von denjenigen der imaginalen Flugmuskeln ab. Letzteres scheint wahrscheinlich zu sein, denn ich habe in der verwandten Art *Antheraea polyphemus* im 5. Raupenstadium nie H-Scheiben in den Q-Bändern finden können.

Die durchschnittliche Faserdicke der dorso-longitudinalen Flugmuskeln beträgt am Schlüpftag der Imago 56μ (BASLER). Die mittlere Faserdicke der von mir untersuchten Muskeln beträgt zu Beginn des 1. Raupenstadiums je nach Muskel zwischen $7,8$ und $8,4\mu$ (dorsaler Längsmuskel A $8,4\mu$, tergaler Beinmuskel $7,8\mu$, Sternalgratmuskel des Beines $8,1\mu$). Das Dickenwachstum der Fasern erfolgt bei der imaginalen Flugmuskulatur über eine bedeutend längere Zeitperiode (13 Tage) als bei der embryonalen Muskelentwicklung (2,5 Tage). Das Dickenwachstum ist aber bei den imaginalen Muskeln abgeschlossen. Die Abnahme der Transportleukocyten in den letzten Entwicklungstagen weisen darauf hin (BASLER). Im Gegensatz dazu sind in der schlüpfenden Larve Transportleukocyten häufig. Die Fasern werden im Laufe der Larvalentwicklung weiter an Umfang

TABELLE 5

Vergleich der Muskelentwicklung im Embryo von *Periplaneta americana* und *Antheraea pernyi* und in der Puppe von *Antheraea* (Angaben für die imaginale Entwicklung nach EIGENMANN und BASLER). Bei den Embryonen wurde die verschiedene Dauer der Entwicklung in Tagen zwischen der Abgliederung der Myoblasten bis Schlüpfen auf die gleiche Länge gebracht, bei *pernyi* die Zeit zwischen Ende der Faseraufteilung bis Schlüpfen der Raupe respektive Imago, da hier die Abgliederung der Myoblasten schon vor der Diapause erfolgt.

zunehmen, wofür auch die Bildungsstrukturen (Transportleukocyten und Fettkörper) erhalten bleiben.

5. GEGENÜBERSTELLUNG DER MUSKELENTWICKLUNGEN VON *PERIPLANETA AMERICANA* UND *ANTHERAEA PERNYI*

Zeitverhältnisse

Bei *Periplaneta* ist die Faseraufteilung der Muskeln im Vergleich zur ganzen Muskelentwicklungszeit später abgeschlossen als bei *Antheraea*. Rund zwei Drittel dieser Zeit wird bei *Periplaneta* benötigt, bis nur noch Fasern vorliegen (Tabelle 5). Dagegen stehen bei *Antheraea* bis zu diesem Zeitpunkt nur 3,5 Tage, knapp die Hälfte der gesamten Muskelentwicklungszeit zur Verfügung (Mitte 3. Entwicklungstag bis Ende 6. Entwicklungstag des Embryos, Tabelle 5). Sobald die Faseraufteilung abgeschlossen ist, bleibt bei beiden Tieren die Faserzahl aller untersuchten Muskeln bis zum Schlüpfstadium konstant.

Die ersten Muskelanlagen

Die Anlagen der dorsalen Längsmuskeln wie auch der Dorsoventralmuskeln bilden bei *Antheraea* zunächst je einen gemeinsamen syncytialen Plasmastrang; danach erfolgt die Aufteilung in die einzelnen Muskelanlagen. Sie sind dagegen bei *Periplaneta* von Anfang an deutlich voneinander getrennt. Darum lassen sich hier auch die Myoblastengruppen besser bestimmten Muskelanlagen zuordnen.

Kernvermehrung

Bei *Periplaneta* wie bei *Antheraea* findet bis zur beendeten Faseraufteilung eine starke Kernvermehrung statt. Myoblasten verschmelzen mit den Plasmasträngen. In ihnen teilen sich die Kerne nur noch nicht-mitotisch weiter. Kerne, die unmittelbar vor der Teilung stehen, heben sich bei *Antheraea* durch extreme Grösse und durch geringere Chromatindichte viel mehr von den anderen Kernen ab (Abb. 28) als bei *Periplaneta*. Sie gliedern mehrere Kerne ab (Tabelle 5), so dass spindelförmige Kernreihen entstehen (Abb. 29). Die sich teilenden Kerne von *Periplaneta* zeigen dagegen meist nur eine Einschnürung (Tabelle 5). Nur selten habe ich Kerne mit zwei bis fünf Einschnürungen gefunden (Abb. 21).

Sobald die Faseraufteilung abgeschlossen ist, treten bei beiden Tieren keine Myoblasten mehr auf (Tabelle 5). Die nicht-mitotischen Kernteilungen werden seltener, und die Kernzahl bleibt pro 100 μ Faserlänge innerhalb gewissen Grenzen trotz anschliessendem Dickenwachstum bis zum Schlüpfstadium konstant (Tabellen 2 und 4). Die Kern-Plasma-Relationen verschieben sich stark zu Gunsten des Plasmas.

Streckungswachstum der Muskeln

Bei *Periplaneta* wird nach 15 Entwicklungstagen durch den dorsalen Rückenschluss der gesamte Dotter vom Embryo aufgenommen. Dieser erreicht bereits jetzt seine bis zum Schlüpfstadium endgültige Rumpffgrösse, während die Extremitäten weiter an Grösse zunehmen. Die hier untersuchten Muskeln nehmen nun die endgültigen Lagen ein. Sie haben sich durch Verschieben der Ansatzstellen sehr stark gedehnt. Die Hauptstreckungsperiode liegt hinter ihnen.

Bei *Antheraea* wird mit dem dorsalen Rückenschluss am 5. Entwicklungstag der Dotter in eine embryonale und in eine grössere extraembryonale Dottermasse getrennt. Der Rumpf hat also hier nicht wie bei *Periplaneta* seine bis zum Schlüpfstadium endgültige Grösse erreicht. Er nimmt wie die Extremitäten bis zum Schlüpfstadium dank der Aufnahme des extraembryonalen Dotters durch den Mund in den Mitteldarm mächtig zu. Die untersuchten Muskeln haben mit Ausnahme des Sternalgratmuskels des Beines nach dem dorsalen Rückenschluss die endgültigen Lagen erreicht. Sie haben sich aber bis jetzt noch nicht so intensiv gedehnt. Ihre Hauptstreckungsperiode auf das 1,5 bis 3 Fache steht ihnen noch bevor (siehe S. 956).

Faserdickenwachstum

Durch die Aufnahme von Stoffen aus dem Fettkörper nehmen die Fasern an Dicke zu. Gleichzeitig nimmt die Dottermasse zu Gunsten der sich bis zum fertigen Embryo stark vermehrenden Fettkörperzellen ab. Bei *Periplaneta* werden die Aufbaustoffe direkt vom Fettgewebe an die Muskeln abgegeben. Bei *Antheraea* dagegen werden sie nach unserer Deutung (siehe S. 957) durch Transportleukocyten von den Fettkörperzellen auf die Fasern übertragen (siehe auch Tabelle 5).

Das durchschnittliche Faserdickenwachstum variiert bei *Periplaneta* von Muskel zu Muskel stark, nicht dagegen bei *Antheraea*. Diese Tatsachen drücken sich aus in der Kern-Plasma-Relationen. Ihre Werte sind als Folge der nicht grossen Abweichungen der Kernzahl pro 100μ Faserlänge innerhalb der untersuchten Muskeln mehr oder weniger proportional zu den Faserquerschnittsflächen (Tabellen 2 und 4).

Histologische Differenzierung

In den tubulären Fasern von *Periplaneta* ordnen sich die Myofibrillen in Lamellen an. Diese entspringen am Faserrand senkrecht zur Oberfläche und verlängern sich im Laufe der Entwicklung gegen den zentralen Plasmahof. In diesem liegen die Kerne einzeln hintereinander. Im Schlüpfstadium sind die Sarcomeren unterteilt in Z-I-Q-I-Z. Die Ränder der Q-Bänder sind mit Hämatoxylin-Heidenhain häufig dunkler als die mittleren Partien.

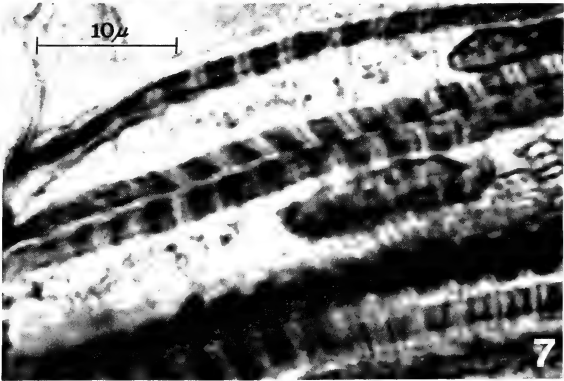
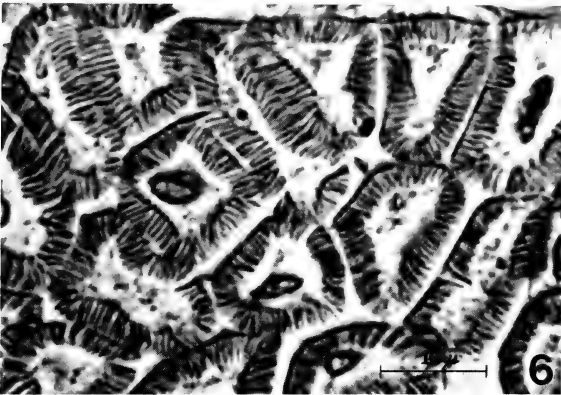
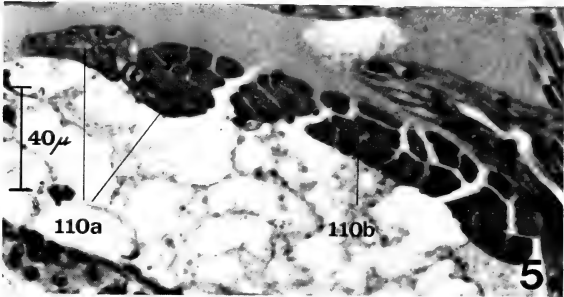
Ein anderes Bild zeigt die histologische Differenzierung der Fasern von *Antheraea*. Pro Faser ist zunächst ein dünnes zentrales Myofibrillenbündel vor-

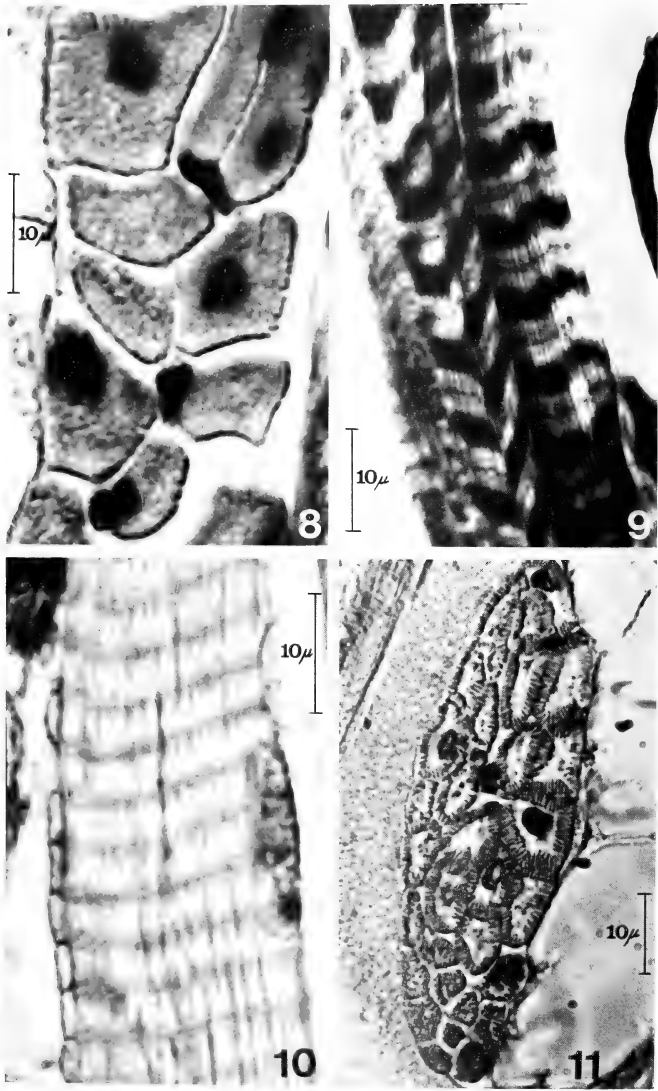
handen, das an Umfang auf Kosten des Sarcoplasmas stark zunimmt und die Kerne in die Faserperipherie verdrängt. Die Sarcomeren sind im Schlüpfstadium gleich unterteilt wie beim tubulären Muskeltypus von *Periplaneta*. Die Ränder der Q-Bänder treten aber nicht durch dunklere Färbung hervor.

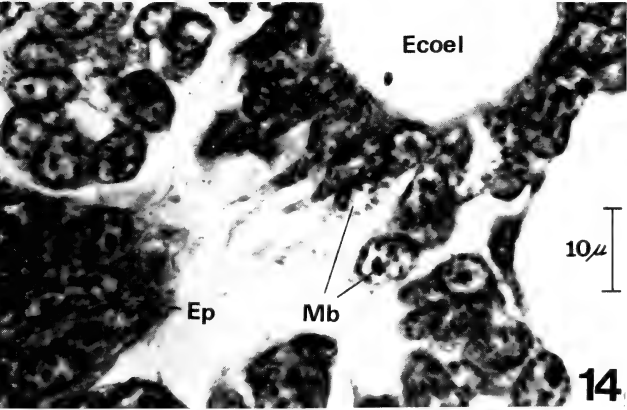
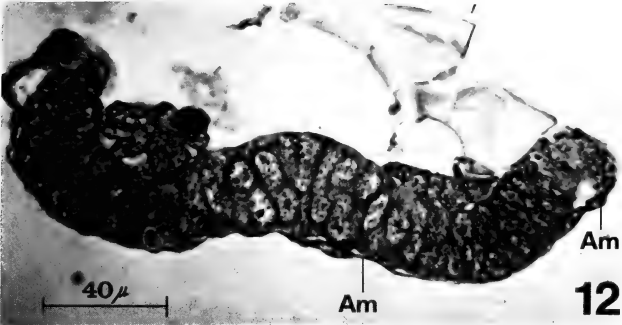
Eine Sonderstellung nehmen die Fasern der im Schlüpfstadium von *Periplaneta* noch nicht tubulären Muskeln ein. Hier sind die Myofibrillen im Schlüpfstadium wie unmittelbar nach der Faseraufteilung über die ganze Faserquerschnittsfläche dicht und gleichmässig verteilt. Die Kerne liegen im Schlüpfstadium wie unmittelbar nach der Faseraufteilung unregelmässig verteilt. Die Sarcomeren des im Schlüpfstadium noch nicht tubulären Muskels 110b sind in Z-I-N-I-Q-I-N-I-Z unterteilt, wobei die Ränder des Q-Bandes auch hier je nach Färbungszustand mit Hämatoxylin-Heidenhain durch dunklere Färbung auffallen.

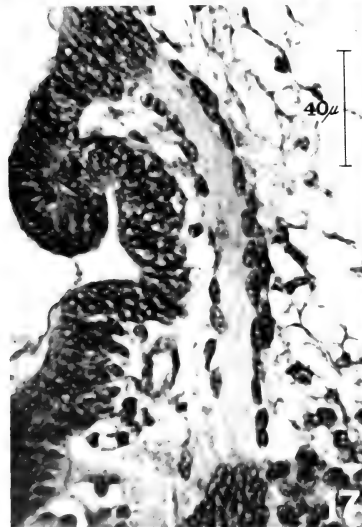
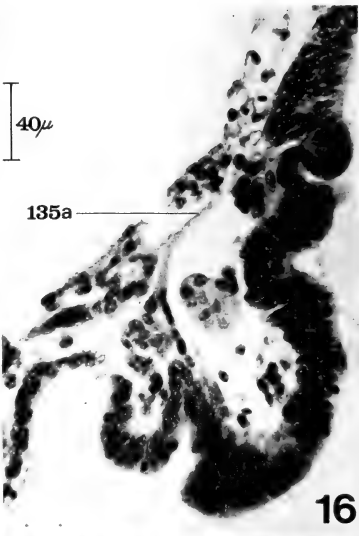
6. ZUSAMMENFASSUNG

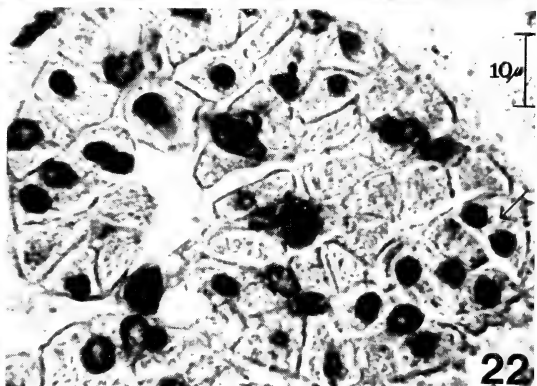
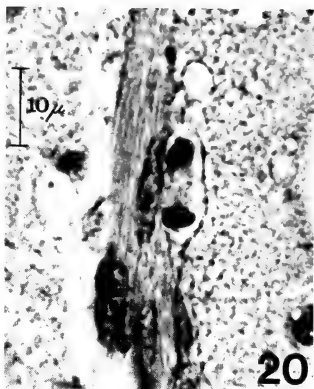
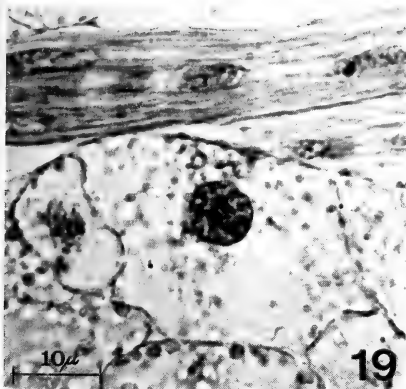
1. Die Fasern der Muskeln 110a, 134 und 135a sind im Schlüpfstadium von *Periplaneta* tubulär (Ausnahme: wenige dünne Fasern von 134). Lamellen entspringen am Faserrand senkrecht zur Oberfläche und reichen in den zentralen Plasmahof, wo die Kerne liegen.
2. Die Fasern des Muskels 110b und wenige dünne Fasern des Muskels 134 sind im Schlüpfstadium von *Periplaneta* noch nicht tubulär. Die Myofibrillen sind gleichmässig über den ganzen Faserquerschnitt verteilt. Die Kerne sind in den Fasern unregelmässig angeordnet.
3. Die Histologie der Muskelfasern von *Antheraea* entspricht im Schlüpfstadium dem von PRINGLE (1957) als "close packed" beschriebenen Muskeltypus. Die Myofibrillen sind gleichmässig über den ganzen Faserquerschnitt verteilt. Die Kerne liegen einzeln an der Faseroberfläche, peripher begrenzt durch das Sarcolemm, zentral durch die Myofibrillen.
4. In der Muskelentwicklung können bei beiden untersuchten Tieren 4 Hauptphasen unterschieden werden.
 - Bildung der Muskelanlagen aus Myoblasten.
 - Verschiebung der Muskelanlagen in ihre endgültigen Lagen durch Verschiebung der Epidermispartien.
 - Aufteilung der kernhaltigen Plasmastränge in die einzelnen Fasern.
 - Entstehung der Querstreifung; Dickenwachstum der Muskelfasern; Veränderung der Kern-Plasma-Relationen zu Gunsten des Plasmas.
 Bei beiden untersuchten Tieren setzt in der letzten Phase das intensive Dickenwachstum erst nach der Querstreifung ein.

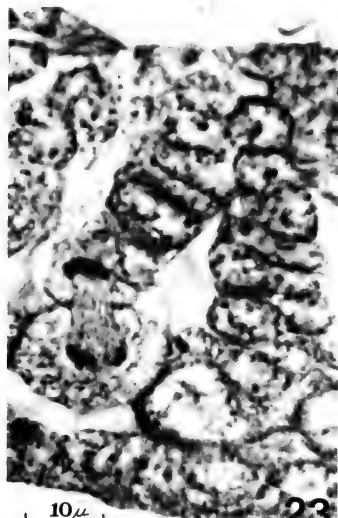








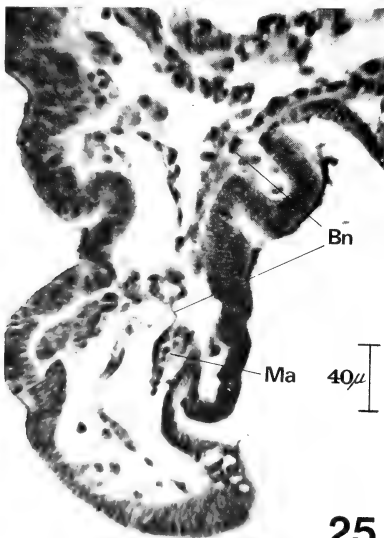




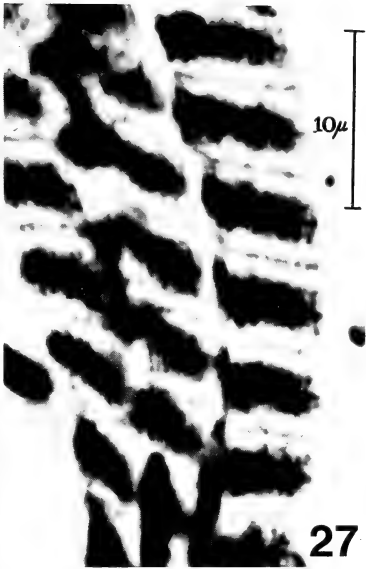
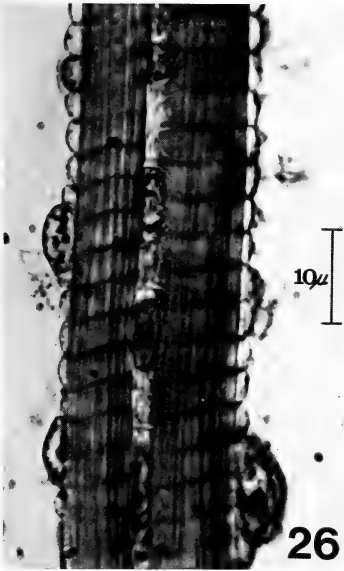
23

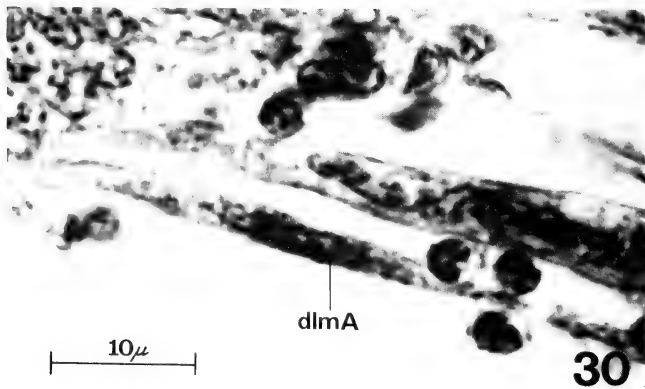
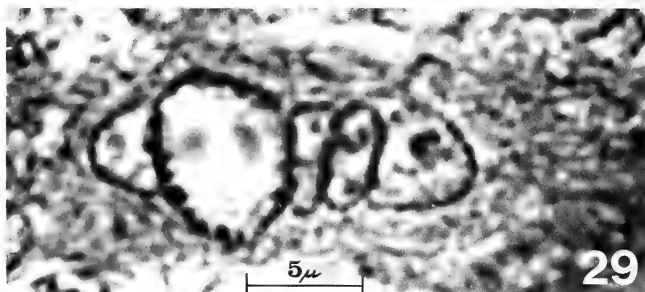


24



25





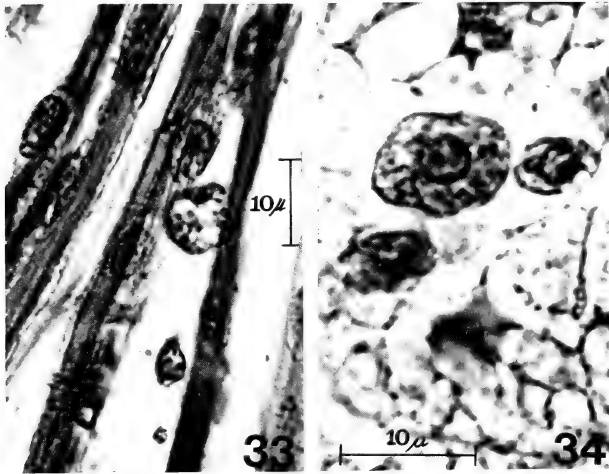
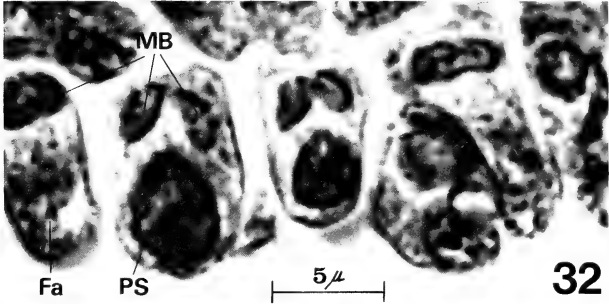
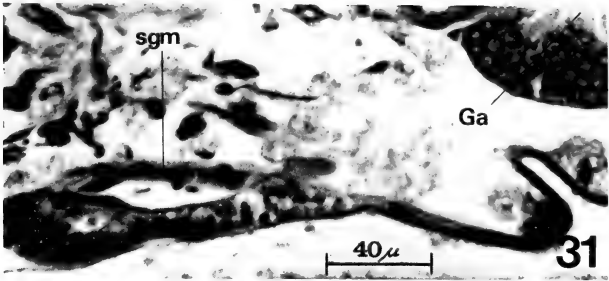


PLANCHE I

ABB. 5

Periplaneta. Querschnitt durch den Muskel 110 im Schlüpfstadium. Hämatoxylin (Delafield) -Pikroindigokarmin, Objektiv 20x. Gliederung des dorsalen Längsmuskels in zwei kleine mediane (110a) und in ein grösseres laterales Bündel (110b).

ABB. 6

Periplaneta. Querschnitt durch den Beinmuskel 135a im Schlüpfstadium. Hämatoxylin (Delafield) -Pikroindigokarmin, Immersions-Objektiv 100x. Tubuläre Fasern. Lamellenförmige Fibrillenreihen entspringen am Faserrand. Kerne im zentralen Plasmahof angeordnet.

ABB. 7

Periplaneta. Längsschnitt durch den Beinmuskel 135a im Schlüpfstadium. Hämatoxylin (Heidenhain) -Lichtgrün, Immersions-Objektiv 100x. Fasern quergestreift. Die Sarcomeren sind unterteilt in Z-I-Q-I-Z. Kerne liegen im zentralen Plasmahof.

PLANCHE II

ABB. 8

Periplaneta. Querschnitt durch das laterale Bündel des Muskels 110 im Schlüpfstadium. Hämalun, Immersions-Objektiv 100x. Fasern nicht tubulär. Myofibrillen über den ganzen Faserquerschnitt gleichmässig verteilt. Kerne liegen unregelmässig, teils zentral, teils peripher.

ABB. 9

Periplaneta. Längsschnitt durch das laterale Bündel des Muskels 110 im Schlüpfstadium. Hämatoxylin (Heidenhain) -Lichtgrün, Immersions-Objektiv 100x. Fasern quergestreift. Sarcomeren sind unterteilt in Z-I-N-I-Q-I-N-I-Z.

ABB. 10

Periplaneta. Längsschnitt durch das laterale Bündel des Muskels 110 im Schlüpfstadium. Hämalun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Faser quergestreift. Sarcolemmverzahnungen mit den Z-Membranen.

ABB. 11

Periplaneta. Querschnitt durch den Beinmuskel 134 im Schlüpfstadium. Hämatoxylin (Heidenhain) -Lichtgrün, Immersions-Objektiv 100x. Neben tubulären Fasern treten ventral gelegene, sehr dünne Fasern auf. Die Myofibrillen sind hier nicht in Lamellen angeordnet.

PLANCHE III

ABB. 12

Periplaneta. Querschnitt durch den Keimstreif nach 4 Entwicklungstagen. Hämalun-Benzopurpurin, Objektiv 40x. Das Mesoderm liegt in zwei Längsreihen unter dem Ektoderm, das an seinen Rändern in das Amnion (Am) übergeht und zusammen mit diesem die Amnionhöhle einschliesst.

ABB. 13

Periplaneta. Längsschnitt durch Extremitätenanlagen nach 5 Entwicklungstagen. Hämalun-Benzopurpurin, Objektiv 40x. An den Segmentgrenzen ist die ursprüngliche ununterbrochene Mesodermsschicht zerrissen, so dass nur noch die Anlagen der Extremitäten (Ektodermausstülpungen) von innen durch Mesoderm ausgekleidet sind. Die so entstandenen freien Ränder des Mesoderms bewegen sich zusammen, und es entstehen die zunächst ungegliederten Coelomsäckchen.

ABB. 14

Periplaneta. Nach 9 Entwicklungstagen. Hämalun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100 x. Vom Extremitätencoelomsäckchen (Ecoel) sondern sich Myoblasten (Mb) ab, die bereits durch dünne Plasmafäden mit der Epidermis (Ep) verbunden sind.

PLANCHE IV

ABB. 15

Periplaneta. Längsschnitt durch dorsale Coelomtasche nach 11 Entwicklungstagen. Häkalaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Der dorsale Längsmuskel 110 entwickelt sich aus bereits abgegliederten Myoblasten der Somatopleura. Die Splanchnopleura liefert die Darmmuskeln. Aus der dorsalen Kante lösen sich zuerst die Cardioblasten und anschliessend die Pericardialzellen ab.

ABB. 16

Periplaneta. Längsschnitt durch Extremitätenknospe nach 11 Entwicklungstagen. Häkalaun-Benzopurpurin, Objektiv 40x. Die Anlage des Beinmuskels 135a verläuft von der Anlage der Trochantersehne zum Primärtergit.

ABB. 17

Periplaneta. Längsschnitt durch den Beinmuskel 135a nach 13 Entwicklungstagen. Häkalaun-Benzopurpurin, Objektiv 40x. Beinmuskel 135a als mächtiger Plasmastrang ausgebildet. Die Kerne liegen randständig. Die endgültige Lage des zukünftigen Beinmuskels ist noch nicht erreicht.

ABB. 18

Periplaneta. Längsschnitt durch den Beinmuskel 135a nach 17 Entwicklungstagen. Hämatoxylin (Heidenhain) -Lichtgrün, Immersions-Objektiv 100x. Grössere Lücke zwischen den Plasmasträngen, in der sich Myoblasten mitotisch teilen, bevor sie sich den Plasmasträngen anlagern und mit diesen verschmelzen.

PLANCHE V

ABB. 19

Periplaneta. Fettkörperzellen nach 17 Entwicklungstagen. Häkalaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x.

ABB. 20

Periplaneta. Längsschnitt durch den Muskel 110 nach 17 Entwicklungstagen (Muskel in diesem Zeitpunkt noch nicht in die einzelnen Bündel unterteilt). Häkalaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Myoblast in Teilung. Muskel von Hämolymphe umgeben.

ABB. 21

Periplaneta. Längsschnitt durch den Muskel 110 nach 17 Entwicklungstagen. Häkalaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Nicht-mitotische Kernteilungen.

ABB. 22

Periplaneta. Querschnitt durch den Beinmuskel 135a nach 20 Entwicklungstagen. Häkalaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Aufteilung des Muskels in die einzelnen Fasern. In den Plasmasträngen liegen Kerne noch nebeneinander (Pfeil).

PLANCHE VI

ABB. 23

Periplaneta. Querschnitt durch das Bauchmark nach 6 Entwicklungstagen. Häkalaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Neuroblast gibt durch inäquale Teilung Tochterzelle ab.

ABB. 24

Periplaneta. Querschnitt durch das Bauchmark nach 7 Entwicklungstagen. Häkalaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Die Neuronen, die durch Teilungen aus den Tochterzellen hervorgegangen sind, bilden Nervenfasern aus.

ABB. 25

Periplaneta. Längsschnitt durch Extremitätenknospe nach 11 Entwicklungstagen. Hämatoxylin (Delafeld) -Pikroindigokarmin, Objektiv 40x. Beinnerv (Bn) reicht bis zur Muskelanlage (Ma).

PLANCHE VII

ABB. 26

Antheraea. Längsschnitt durch den tergalen Beinmuskel im Schlüpfstadium. Hämatoxylin (Delafield) -Pikroindigokarmin, Immersions-Objektiv 100x. Fasern quergestreift. Kerne in der Peripherie der Fasern. Sarcolemmverzahnungen mit den Z-Membranen.

ABB. 27

Antheraea. Längsschnitt durch den Sternalgratmuskel des Beines im Schlüpfstadium. Bodian, Immersions-Objektiv 100x. Fasern quergestreift. Die Sarcomeren sind unterteilt in Z-I-Q-I-Z.

PLANCHE VIII

ABB. 28

Antheraea. Längsschnitt durch die Anlagen der dorsalen Längsmuskeln am 4. Entwicklungstag. Hämaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Gemeinsame Anlage der dorsalen Längsmuskeln. Grosser Kern, der vor nicht-mitotischen Teilungen steht, hebt sich ab.

ABB. 29

Antheraea. Längsschnitt durch den tergalen Beinmuskel nach 4 Entwicklungstagen. Hämaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Nicht-mitotische Kernteilungen.

ABB. 30

Antheraea. Längsschnitt durch den dorsalen Längsmuskel A (dlmA) am 5. Entwicklungstag. Hämaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Spaltraum zwischen dem dorsalen Längsmuskel A (dlmA) und dem benachbarten dorsalen Längsmuskel, die je als ein kernhaltiger Plasmastrang ausgebildet sind. Myoblasten lagern sich an die Stränge.

PLANCHE IX

ABB. 31

Antheraea. Längsschnitt durch den Sternalgratmuskel des Beines (sgm) am 5. Entwicklungstag. Hämaun-Benzopurpurin, Objektiv 40x. Sternalgrat noch nicht ausgebildet. Muskel setzt noch nicht in der Mediane an. (Ga = Ganglion).

ABB. 32

Antheraea. Querschnitt durch den dorsalen Längsmuskel A am 6. Entwicklungstag. Hämaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Myofibrillenbündel (MB) in Plasmasträngen und Fasern. (PS = Plasmastrang, Fa = Faser)

ABB. 33

Antheraea. Längsschnitt durch den Sternalgratmuskel des Beines am 7. Entwicklungstag. Hämatoxylin (Delafield) -Pikroindigokarmin, Immersions-Objektiv 100x. Transportleukozyt mit sekrethaltigen Einschlüssen zwischen den Fasern.

ABB. 34

Antheraea. Fettkörper im Schlüpfstadium. Hämaun-Benzopurpurin, Immersions-Objektiv 100x. Transportleukozyt mit sekrethaltigen Einschlüssen umgeben von plasmaärmeren Leukozyten im Fettkörper.

5. Die Nervenentwicklung eilt bei *Periplaneta* und bei *Antheraea* der Muskelentwicklung voraus. Die ersten Nervenfasern treten schon mit den ersten Muskelelanlagen in Kontakt.

SUMMARY

1. At the hatching stage the fibres of muscle 110a, 134 und 135a of *Periplaneta* have a tubular form (exception: a few thin fibres of muscle 134). The lamellae originate at the edge of the fibres perpendicularly to the surface and protude into the central plasma where the nuclei are situated.
2. In *Periplaneta* the fibres of muscle 110b and a few thin fibres of the muscle 134 are not yet tubular at the moment of hatching. The myofibrils are evenly scattered over the entire cross section of the fibres. The nuclei in the fibres are arranged irregularly.
3. At the hatching stage the histology of the muscle fibres of *Antheraea* corresponds to the "close packed" type of muscles, as described by PRINGLE (1957). The myofibrils are evenly scattered over the entire cross section of fibres. The nuclei are placed at the fibre surface just beneath the sarcolemma at the periphery and by the myofibrillai towards the centre.
4. During the development of the muscles four main phases may be distinguished in the two insect species.
 - development of muscleeanlagen from myoblasts.
 - movement of the muscleeanlagen to their final place by the movement of the respective parts of the epidermis.
 - splitting of the nuclei-containing plasma bundles into the individual muscle fibres.
 - development of striation; growth of the muscle fibres; change of the nucleus-plasma relation in favour of the plasma.In the two insect species investigated the intensive growth of the muscle fibres begins only in the last phase, i. e. after striation.
5. In *Periplaneta* and *Antheraea* the development of the nerves precedes the development of the muscles. The newly developed nerve fibres connect with the muscleeanlagen in a very early developmental stage.

6. RÉSUMÉ

1. Les fibres musculaires 110a, 134 et 135a sont tubulaires au stade d'éclosion de *Periplaneta* (exception: quelques rares fibres minces de 134). Des lamelles

sortent du bord de la fibre perpendiculairement à sa surface et atteignent la zone plasmatique centrale où se trouvent les noyaux.

2. Les fibres musculaires 110b et quelques minces fibres du muscle 134 ne sont pas encore tubulaires au stade d'éclosion de *Periplaneta*. Les myofibrilles sont distribuées régulièrement sur toute la surface de section de la fibre. Les noyaux sont distribués irrégulièrement dans les fibres.
3. Au stade d'éclosion, l'histologie des fibres musculaires d'*Antheraea* correspond au type de muscle que PRINGLE (1957) a appelé « close packed ». Les myofibrilles sont distribuées régulièrement sur toute la surface de section de la fibre. Les noyaux sont isolés et localisés contre la surface de la fibre, limités à la périphérie par le sarcolemme et au centre par les myofibrilles.
4. Quant au développement des muscles, 4 phases principales peuvent être distinguées chez les deux animaux examinés.
 - Formation des premiers systèmes musculaires issus des myoblastes.
 - Déplacement des premiers systèmes musculaires qui occupent leurs localisations définitives, par translation des parties épidermiques.
 - Répartition des cordes plasmatiques nucléées dans les diverses fibres.
 - Formation de la striation transversale; croissance en épaisseur des fibres musculaires; modification du rapport noyau-plasma en faveur du plasma.
 Dans la dernière phase, chez les deux animaux examinés, la forte croissance en épaisseur ne débute qu'après la formation de la striation.
5. Chez *Periplaneta* et *Antheraea*, le développement des nerfs précède celui des muscles. Les premières fibres nerveuses entrent déjà en contact avec les premiers systèmes musculaires.

7. LITERATURVERZEICHNIS

- BADEN, V. 1936. Embryology of nervous system in the grasshopper *Melanoplus differentialis* (Acrididae, Orthoptera). *J. Morph.* 60: 159-190.
- BASLER, W. 1969. Untersuchung der Nervenwirkung bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.) unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln. *Revue suisse Zool.* 76: 297-355.
- BIENZ, G. 1968. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die imaginale Struktur und über die Entwicklung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln von *Antheraea pernyi* Guer. *Acta anat.* 70: 416-433, 524-553.
- BREED, R. R. 1903. The changes which occur in the muscles of a beetle, *Thymalus marginicollis* Chev., during metamorphosis. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 40: 317-382.
- CARBONELL, C. S. 1947. The thoracic muscles of the cockroach *Periplaneta americana* L. *Smithson. misc. Collns.* 102, n° 2: 2-23.

- CHRISTENSEN, P. J. H. 1942. Die erste und frühe Eientwicklung bei *Orgyia antiqua* L. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.* 106: 1-223.
- EDWARDS, G. A. 1954b. Electron microscope studies of insect muscle. II. Flight and leg muscles of *Belostoma* and *Periplaneta*. *Ann. ent. Soc. Am.* 47: 459-467.
- EDWARDS, G. A. 1959. Fine structure of multiterminal innervation of an insect muscle. *J. biophys. biochem. Cytol.* 5: 241-247.
- EIGENMANN, R. 1965. Untersuchungen über die Entwicklung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln von *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.). *Revue suisse Zool.* 72: 789-840.
- FAUSSEK, V. 1911. Vergleichende embryologische Stadien. *Z. wiss. Zool.* 98: 529-625.
- HEYMONS, R. 1895a. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. *Jena*.
- HEYMONS, R. 1895b. Die Segmentierung des Insektenkörpers. *Abh. preuss. Akad. Wiss., Anhang*.
- HUFNAGEL, A. 1918. Recherches histologiques sur la métamorphose d'un lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.). *Archs. Zool. exp. gén.* 57: 47-202.
- HUXLEY, H. and J. HANSON. 1954. Changes in the cross-striation of muscle during contraction and stretch and their structural interpretation. *Nature, Lond.* 173: 973-976.
- IBRAHIM, M. M. 1958. Grundzüge der Organbildung im Embryo von *Tachycines* (Insecta, Saltatoria). *Zool. Jb., Abt. Anat.* 76: 541-594.
- JORDAN, H. E. 1920. Studies in striped muscle structure. The development of the sarcostyle of the wing muscle of the wasp. *Anat. Rec.* 19: 97-123.
- KLEIN, H. Z. 1933. Zur Biologie der amerikanischen Schabe, *Periplaneta americana* L. *Z. wiss. Zool.* 144: 102-122.
- KRAMER, U. 1958. Die Kerngrößenverhältnisse in der Larvenentwicklung verschiedener Kästen bei Formiciden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 48: 169-208.
- LYONET, P. 1760. *Traité anatomique de la chenille, qui ronge le bois de saule.* Michel Rey, Amsterdam.
- MALZACHER, P. 1968. Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten. Untersuchungen an *Carausius morosus* und *Periplaneta americana*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 62, Heft 2: 103-161.
- NÜESCH, H. 1957. Über die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe. *Verh. naturf. Ges. Basel* 68: 194-216.
- NÜESCH, H. 1965a. Über die strukturelle und funktionelle Entwicklung der Muskeln bei *Antheraea* (Lep.). *Z. Naturf.* 20b: 343-347.
- NÜESCH, H. 1965b. Die Imaginal-Entwicklung von *Antheraea polyphemus* Cr. *Zool. Jb., Abt. Anat.* 82: 393-418.
- PÉREZ, CH. 1910. Métamorphose des muscides (*Calliophora erythrocephala* Mg.). *Archs. Zool. exp. gén.* 4, Série 5: 1-266.
- RISLER, H. 1954. Die somatische Polyploidie in der Entwicklung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) und die Wiederherstellung der Diploidie bei den Drohnen. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 41: 1-78.
- ROMEIS, B. 1948. Mikroskopische Technik. R. Oldenburg, München.
- SCHOTE, T. S. u. W. E. BECKEL. 1966. The influence of epidermis on developing flight muscles in *Galleria mellonella*. *Canadian Journal of Zoology* 45: 421-434.
- SCHOTE, T. S. u. W. E. BECKEL. 1966. Orientation determination of developing flight muscles in *Galleria mellonella*. *Can. J. Zool.* 45: 407-420.

- SCHWAGER, M. 1969. Untersuchungen über die Entwicklung des thorakalen Nerven-Muskel-Systems bei *Apis mellifica* L. (Hymenoptera). *Revue suisse Zool.* 77 (4): 807-849.
- SEHL, A. 1931. Furchung und Bildung der Keimanlage bei der Mehlmotte *Ephesia kuehniella* Zell. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 20: 433-597.
- SMIT, W. A. 1958. Muscles fibres of the fast and slow contracting muscles of the mesothoracic leg of the American cockroach (*Periplaneta americana*). *Nature, Lond.* 181: 1073-1074.
- TIEGS, O. W. 1955. The flight muscles of insects. *Phil. Trans. R. Soc.* 238: 221-245.
- TEUTSCH, D. 1970. Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana* L. *Revue suisse Zool.* 77 (2): 481-523.
- WEBER, H. 1933. Lehrbuch der Entomologie. *G. Fischer, Jena.*
- WIGGLESWORTH, V. B. 1953. The principles of insect physiology. *Methuen, London.*

Adresse de l'auteur :

Zoologisches Institut der Universität
Rheinsprung 9
CH-4051 Basel

Die Entwicklung der ventralen Ganglien­kette bei der Arbeiterinnenkaste von *Myrmica laevinodis* Nyl. (Hym., Form.)

von

Reinhard STOCKER

Mit 8 Tafeln und 12 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

I. ALLGEMEINE UNTERSUCHUNGEN

1. Einleitung	972
2. Material und Methoden	974
a. Zucht­methode	974
b. Präparationstechnik für die Lichtmikroskopie	974
c. Präparationstechnik für die Elektronenmikroskopie	975
3. Äussere Morphologie der Entwicklungsstadien	975
4. Embryogenese der Ganglien­kette.	979
5. Die Ganglien­kette während der Larvalperiode	985
a. Die Ganglien­kette der Junglarve	985
b. Die Larvalentwicklung	987
c. Die Rolle der Neuroblasten	989
6. Die Ganglien­kette während der Metamorphose	991
a. Äussere Metamorphose der Ganglien­kette	991
b. Histologische Beobachtungen.	994
c. Das Schicksal der Neuroblasten; das Problem der Histolyse	997

7. Die weitere Entwicklung bis zur Imago	1000
8. Diskussion der lichtoptischen Ergebnisse	1001
a. Embryonalentwicklung	1001
b. Die Wachstumsphasen des Bauchmarks im Vergleich zur Allgemeinentwicklung	1003
c. Die Bedeutung der Neuroblasten und ihre Entwicklung	1004
d. Das weitere Schicksal der Neuroblasten	1005
II. POSTEMBRYOGENESE DES KONNEKTIVS ZWISCHEN MESO- UND METATHORAKAL- GANGLION (ELEKTRONENOPTISCHE UNTERSUCHUNGEN)	
1. Einleitung	1006
2. Postembryogenese der Neurallamelle	1006
3. Postembryogenese des Perineuriums	1009
4. Postembryogenese des Nervenfaserbereichs	1012
5. Die Tracheolenversorgung	1016
6. Axonzählungen während der Postembryogenese	1016
7. Diskussion der elektronenoptischen Ergebnisse	1018
a. Die Neurallamelle	1018
b. Das Schicksal der Nervenfasern.	1020
c. Wachstum und Vermehrung der Nervenfasern	1021
d. Die strukturellen Ursachen der Konnektivverkürzung	1022
III. ZUSAMMENFASSUNG	1023
IV. SUMMARY	1024
V. RÉSUMÉ	1025
VI. LITERATUR	1026

I. ALLGEMEINE UNTERSUCHUNGEN

1. EINLEITUNG

Die ältesten Untersuchungen über die Entwicklung des Zentralnervensystems der Insekten stammen aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts (NEWPORT, 1832, 1834). Naturgemäss wurden zunächst die grobanatomischen Veränderungen verfolgt (WEISMANN, 1864; MICHELS, 1880; VIALLANES 1882, u. a.). Später spezia-

lisierte sich die Forschung. Auf dem Gebiet der Embryologie stammen die ersten Arbeiten von WHEELER (1891, 1893). Diese Aufgabe führten STRINDBERG (1913, u. a. an *Formica* und *Camponotus*), BADEN (1936) und TIEGS & MURRAY (1938) weiter. Neuere Publikationen erschienen von ULLMANN (1967), SPRINGER (1967) und MALZACHER (1968). So kann man sich zur Zeit über die Grundzüge der frühen Neurogenese schon ein recht gutes Bild machen. Gewisse Fragen sind jedoch immer noch ungelöst. Dazu gehört z. B. die Entstehungsweise der Nerven- und Gliazellen sowie der zellulären Ganglienhülle.

Der grössere Anteil der Neurogenese-Arbeiten bezieht sich auf die Post-embryonalentwicklung (BAUER, 1904; SANCHEZ, 1923; BOTT, 1928; UMBACH, 1934; STEOPOE & DORNESCO, 1935; SCHRADER, 1938; PANOV, 1963; NORDLANDER & EDWARDS, 1968, 1970, u. a.). Die meisten Autoren beschränkten sich auf das Studium des Oberschlundganglions. Speziell das Bauchmark untersuchten PIPA & WOOLEVER (1964), ASHHURST & RICHARDS (1964a), HEYWOOD (1965), ULLMANN (1967) sowie GYMER & EDWARDS (1967). In diesen durchwegs neueren Arbeiten liegt das Hauptgewicht meist auf den zellulären Veränderungen. Besonders die Herkunft der während der Metamorphose neugebildeten Nerven- und Gliazellen, das Schicksal der alternden Neuroblasten und das Auftreten von degenerativen Strukturen erregte das Interesse der Forscher.

Neben den bisher aufgeführten Publikationen, die alle von Entwicklungsvorgängen handeln, existiert eine ganze Reihe von Darstellungen der imaginalen Struktur. Leider wurde die Neurogenese bis jetzt immer nur ausschnittsweise betrachtet. Angesichts dessen erwies es sich als nützlich, diese Lücke zu schliessen und einmal die gesamte Entwicklung eines Teils des Zentralnervensystems an der gleichen Art zu verfolgen. Die erste Hälfte der vorliegenden Arbeit umfasst lichtmikroskopische Befunde. Es sollen hier die anatomischen Veränderungen während der Metamorphose beschrieben, sowie ein Beitrag zur Klärung histologischer Probleme geleistet werden. Im zweiten Teil wurden einige Probleme im Zusammenhang mit der Konnektivverkürzung elektronenmikroskopisch untersucht.

Diese Publikation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Nüesch. Für seine Anregungen und wertvolle Hilfe möchte ich meinem verehrten Lehrer an dieser Stelle herzlich danken. Besonderen Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. R. Geigy, der die Durchführung der elektronenoptischen Untersuchungen am Schweizerischen Tropeninstitut ermöglichte. Mein Dank gilt überdies Herrn Dr. H. Hecker, dem Leiter der dortigen Elektronenmikroskopiestation, für seine ständige Anleitung in technischen Belangen, sowie Herrn Dr. H. Kutter (Männedorf), der mich freundlicherweise mit der Zuchtmethodik für Ameisen vertraut machte.

2. MATERIAL UND METHODEN

a. Zuchtmethode

Als Untersuchungstier diente die Ameise *Myrmica laevinodis* Nyl. aus der Umgebung Basels. Die Zuchtmethode basierte auf Angaben von KUTTER (pers. Mitteilung).

Neben den traditionellen Ameisennestern aus Gips (vgl. BERNARD, 1968), der in seinen Poren viel Wasser zu halten vermag und dadurch eine hohe Luftfeuchtigkeit garantiert, verwendete ich auch Nestblöcke aus gebranntem Ton. Sie besitzen neben der genannten Eigenschaft den Vorteil, dass sie von den Tieren nicht ausgehöhlt werden können. Für die Befeuchtung muss hier allerdings destilliertes Wasser verwendet werden; andernfalls verstopfen Kalkablagerungen allmählich die Poren. Um die Wartung zu vereinfachen, lässt sich der Tonblock durch einen PVC-Schlauch mit einem Wasserbehälter verbinden; Niveauunterschied und Saugkraft des porösen Materials sorgen für eine regelmässige Befeuchtung.

Um die Schimmelbildung im Nest zu verhindern, sollte den Ameisen ein trockener Auslauf zur Verfügung stehen, wo sie mit Futter und Trinkwasser versorgt werden. Diesen Zweck erfüllen z. B. rechteckige Kunststoffschalen (30×40×10 cm), in welche die Nestblöcke gestellt werden. Ein Plexiglasstreifen von ca. 2 cm Breite — innen am oberen Rand der Schale eingefügt — verhindert, dass die Tiere entweichen, wenn er an seiner Unterseite mit Paraffinöl bestrichen wird.

Myrmica-Arten sind hauptsächlich carnivor, nehmen aber auch Kohlehydrate auf (Blattlauszucker; BERNARD, 1968). Als möglichst vielseitige Grundnahrung verwendete ich ein Mischfutter folgender Zusammensetzung: Katzenfutter (aus Büchsen; 100 g), Bienenhonig (50 g), 1 Ei; dazu einige Tropfen Vitaminlösung. Dieses Gemisch kann tiefgekühlt aufbewahrt werden. Als zusätzliches Lebendfutter dienten flügellose *Drosophila*-Fliegen. Es empfiehlt sich auch, die Nahrung gelegentlich mit Früchten u. a. zu vervollständigen.

Das Trinkwassergefäss sollte nicht zu leicht zugänglich sein, da die Tiere ihre Abfälle mit Vorliebe an feuchten Stellen ablagern. Man stellt deshalb das Gefäss beispielsweise in einen Becher. Als Wasserbehälter eignet sich am besten ein Glaszylinder, dessen Öffnung nach unten gerichtet ist, was ein ständiges Nachfliessen garantiert.

b. Präparationstechnik für die Lichtmikroskopie

Brauchbare Resultate erzielte ich einzig mit dem Fixierungsgemisch nach Carnoy, das ein gutes Penetrationsvermögen zeigt. Dennoch mussten die Tiere an verschiedenen Stellen eröffnet werden, um eine gute Durchdringung zu gewähr-

leisten. Die Fixierungsdauer betrug je nach Objektgrösse 10 bis 20 Minuten. Die 4 bis 6 μ dicken Paraffinschnitte wurden mit Eisenhämatoxylin (Heidenhain), Hämatoxylin (Delafield)-Pikroindigokarmin, Prenant, Azan und Hämalan-Benzopurpurin gefärbt. Die besten Resultate erhielt ich mit den Methoden von Delafield und Prenant. Für die Zeichnungen verwendete ich den Zeichentubus der Fa. Wild.

c. Präparationstechnik für die Elektronenmikroskopie

Die besten Ergebnisse für die Elektronenmikroskopie ergab die kombinierte Glutaraldehyd-OsO₄-Methode (5% bzw. 2%) (vgl. HECKER, DIEHL & AESCHLMANN, 1969). Entwässert wurde in Aceton, eingebettet in Epikote 812 (LUFT, 1961).

Die Gewebeerhaltung ist nicht nur von der Fixierung oder Einbettung abhängig, sondern ebenso sehr von der Sorgfalt der Präparation. Auf mechanische Beschädigungen reagieren gerade die weichen, wasserhaltigen Larval- bzw. Pupalgewebe besonders stark. Deshalb wurde nicht das Bauchmark freipräpariert, sondern die Thoraxsegmente als Ganzes fixiert. Als Instrumente dienten fein zugeschliffene Uhrmacherpinzetten und Insektennadeln. Zum Schneiden eigneten sich am besten Rasierklingenstückchen, die in Nadelhalter eingespannt wurden. Die Tiere wurden mit CO₂ anaesthetisiert und anschliessend direkt in der Glutaraldehydlösung präpariert, die zur Schonung des Gewebes gekühlt wurde. Dazu diente eine allseitig von wärmeisolierendem Styropor umschlossene Petrischale. Die Oberseite erhielt eine bis auf den Glasdeckel reichende Aussparung, die — mit schwarzem Ceresin ausgegossen — als Präparationsgefäss diente. Mittels Trockeneis in der Petrischale hielt sich die Temperatur der Lösung auch bei starker Beleuchtung auf etwa 10° C. Die in Glutaraldehyd vorfixierten Gewebestückchen konnten in der Auswaschflüssigkeit ohne Schädigung weiter eröffnet werden. Diese Massnahme erwies sich als notwendig für eine gute Durchdringung mit dem Einbettungsmittel.

Die Dünnschnitte wurden mit einem Reichert OMU₂- bzw. LKB 300-Ultramikrotom mit Glasmessern hergestellt und anschliessend auf Objektträgernetzchen mit kohlebedampftem Kollodiumfilm (Parlodion) aufgefangen. Semidünnschnitte (1 μ) dienten als Kontrolle im Phasenkontrastmikroskop. Als Kontrastmittel kamen Uranylazetat ("Block staining": 1,5%) und Bleizitrat (REYNOLDS, 1963) zur Anwendung. Geeignete Dünnschnitte wurden im Elektronenmikroskop (Zeiss EM 9) bei 1500- bis 40 000-facher Primärvergrösserung untersucht. Als Filmmaterial diente Agfa Scientia 23 D 56.

3. ÄUSSERE MORPHOLOGIE DER ENTWICKLUNGSSTADIEN

Die Schilderung der äusserlichen Veränderungen bildet die Grundlage für die Einteilung in aufeinanderfolgende Entwicklungsabschnitte. Da sich die

vorliegenden Untersuchungen mit *Myrmica*-Arbeiterinnen befassen, beschränke ich mich im folgenden auf die äussere Morphologie dieser Kaste. Der Einfachheit halber werden alle Entwicklungsabschnitte als "Stadien" bezeichnet, unabhängig davon, ob sie mit Häutungsstadien u. ä. zusammenfallen oder nicht. Vom Beginn der Metamorphose an sind es durchwegs Tagesschritte, in der jungen Larve hingegen grössere Zeiträume. Die von NITSCHMANN (1959) aufgestellte Datierungstabelle konnte ich nicht verwenden, da die Unterteilung für meine Zwecke zu wenig fein war.

Die Embryonalphase dauert bei *Myrmica rubra* nach JANET (1904) durchschnittlich 23 bis 24 Tage. Meine Beobachtungen an *Myrmica laevinodis*, die heute von *Myrmica rubra* als eigene Art abgetrennt wird, stimmen genau damit überein, wenn als Entwicklungstemperatur 26° C angenommen wird. Die Eier sind wie bei den meisten Insekten ellipsoidal, wobei die Längsachse etwas gebogen ist. Zu Beginn der Embryonalphase sind sie gänzlich weiss, ohne Granulationen. Es ist dies die Blastodermperiode. Später haben sie oft ein körniges Aussehen. Der Embryo hat sich nun auf einen ventralen Bezirk zurückgezogen. Diese Veränderungen sind alles, was äusserlich von der Entwicklung erkennbar ist. Eine Einteilung in Tagesstadien nach morphologischen Gesichtspunkten ist unmöglich, aber für die vorgesehenen Untersuchungen auch nicht erforderlich.

Die Dauer der Larvalphase und die Anzahl der Häutungen war bei Ameisen seit jeher unklar. JANET (1904) gibt für *Myrmica* ganz unterschiedliche Entwicklungszeiten an. In seinen Experimenten fand er Differenzen von fast 60%. Diese Angaben kann ich vollauf bestätigen. In eigenen Versuchen gab ich einige frischgeschlüpfte Junglarven einer bestimmten Anzahl Arbeiterinnen zur Aufzucht. Schon nach wenigen Tagen waren deutliche Grössenunterschiede unter den Larven zu verzeichnen. Diese Divergenzen sind eindeutig auf ungleiche Fütterung seitens der Arbeiterinnen zurückzuführen. Über die Anzahl der Häutungen existieren in der Literatur nur wenige und zum Teil widersprechende Hinweise. BERNARD (1968) erwähnt fünf Larvalhäutungen für die meisten Ameisenarten. Allerdings sei die genaue Zahl schwierig festzustellen, da die Larven die Häute oft in der Nacht auffressen. BRIAN (1954, 1955) spricht von drei Larvenstadien bei *Myrmica rubra*, ohne jedoch näher darauf einzugehen. Meine eigenen Beobachtungen zeigten, dass die Häutungen jedenfalls sehr unscheinbar sind. In meinen Schnittpräparaten konnte ich in den verschiedensten Altersstufen keinerlei Anzeichen einer bevorstehenden oder momentanen Häutung feststellen. Die sichtbaren histologischen Veränderungen beschränken sich auf eine allmähliche Dickenzunahme der Kutikula. So misst man kurz nach der Embryonalhäutung etwa 4 bis 5 μ , in der älteren Larve durchschnittlich das Doppelte. Die Endokutikula wächst dabei stärker heran. Endgültig beantworten liesse sich die Frage nach den Häutungen erst mit weiteren, detaillierteren Untersuchungen.

Auch bei den Larven existieren bis zum Beginn der Metamorphose keine

äusserlichen Merkmale, die für eine Datierung verwertbar wären. Aus den obenerwähnten Gründen können auch die Entwicklungszeiten nicht verwendet werden. Das allein brauchbare Kriterium ist die Körpergrösse. Eine Gegenüberstellung von Spätlarven desselben Entwicklungszustandes (siehe unten) manifestiert jedoch gewisse individuelle Grössendifferenzen. Derartige Unterschiede existieren unzweifelhaft auch in jüngeren Larven. Deshalb verwendete ich bewusst nur eine summarische Einteilung. Dies durfte ich umso mehr, als die histologischen Veränderungen während dieser Periode nur unbedeutend sind. Die fünf Stadienbezeichnungen L1, L1½, L2, L2½ und L3 beziehen sich auf die durchschnittliche Länge der Individuen in mm. In diesen Larvenstadien sind noch keine erkennbaren Unterschiede zwischen zukünftigen Königinnen und Arbeiterinnen festzustellen. Die Entwicklung der Gonaden fängt bei den Geschlechtstieren erst beim Einsetzen der Metamorphose an. Aufgrund von Untersuchungen an Vorpuppen kann man schliessen, dass sich das Zentralnervensystem der beiden Kasten während der Larvalphase nicht verschieden entwickelt. Es ist deshalb nicht nötig, Arbeiterinnen- von Königinnenbrut zu sondern.

Vier Tage vor der Defäkation treten äusserlich erkennbare Veränderungen auf. Eine genaue Datierung ist von diesem Tag an möglich. Er markiert den Beginn der Metamorphose. Die Larven stellen das Fressen ein; Gewicht und Länge bleiben von nun an konstant (deshalb L3 !). Die Brut entwickelt sich jetzt auch viel regelmässiger, d. h. die individuellen Unterschiede sind auf das für Insekten normale Mass zurückgedrängt. Dies wird verständlich, da die Tiere nicht mehr gefüttert werden. Mit oder ohne Ammen dauert die weitere Entwicklung bis zur Imago 22 Tage (bei 26° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von ca. 80 %).

Zunächst dienen die Veränderungen an den Imaginalscheiben der Beine als Merkmal. Geschlechtstiere lassen sich nun aufgrund ihrer Flügelanlagen aussondern. Diese Kriterien verwendete auch BRIAN in seinen umfangreichen Arbeiten über die Kastendetermination (1954, 1955). Ich übernehme hier seine Bezeichnungen in etwas vereinfachter Form. Bei den oben angegebenen Aussenbedingungen lassen sich an der 3mm-Larve (L3) kurz vor der Verpuppung folgende Veränderungen feststellen (Suffix: Stadien nach BRIAN):

1. Tag: Stadium L3_{1½}: Die Hinterbeine zeigen Anfänge einer Unterteilung.
2. Tag: Stadium L3_{2½}: Die Tibiotarsen der Hinterbeine sind deutlich vom Femur abgesetzt; innerhalb der Tibiotarsen bahnt sich eine zweite Einschnürung an.
3. Tag: Stadium L3₃: Die zweite Unterteilung der Hinterbeine ist vollständig.
4. Tag: Stadium L3_{te}: "turning-elongation": der Beinansatz dreht sich von der Mediane weg, dann zurück, wodurch er neben die

Beinspitze zu liegen kommt; der Tarsus gliedert sich; alle Extremitätenabschnitte beginnen sich zu verlängern.

Auf das Stadium L3_{te} folgt die Defäkation. Die während der Larvalzeit im Mitteldarm gespeicherten Exkremeute werden in einem Kotsack ausgestossen. Damit entstehen aus den dunkel durchscheinenden Larven helle Vorpuppen. Nun wird die äussere Form der Imagines in groben Zügen festgelegt. Unter den oben erwähnten Bedingungen beträgt die Vorpuppenzeit bei den Arbeiterinnen vier Tage. Dann wird die dicke Larvalkutikula abgestreift. Die jungen Puppen unterscheiden sich in ihrer Form nur noch wenig von den Imagines. Ihre Oberfläche ist hingegen noch weiss und weich. Die pupale Kutikula ist mit 5 μ erheblich dünner als die larvale. Schon nach drei Tagen beginnt sie sich überall von der Epidermis zu lösen und vom 6. Puppentag an bildet sich der endgültige Körperabschluss, die imaginale Kutikula. Diese gewinnt zusehends an Festigkeit und Dicke, während die Puppenhaut immer unscheinbarer wird, wobei sich gleichzeitig der Abstand zwischen den beiden Deckschichten vergrössert. Zunächst erhalten die Komplexaugen Pigmenteinlagerungen, dann sukzessive die gesamte Kutikula. Die Arbeiterinnen schlüpfen nach 14 Tagen.

Als Merkmale für die Altersbestimmung dienten bei Vorpuppen die weitere Entwicklung der Beine, bei Puppen zunächst die Pigmentierung der Komplexaugen, später die Sklerotisierung der Kopfkapsel. Die Tagesetappen können folgendermassen beschrieben werden (Entwicklung bei 26° C und 80% rF):

Stadium V₁: Defäkation; Kotsack ausgestossen.

Stadium V₂: Alle Beinglieder werden stark verlängert.

Stadium V₃: Das erste Tarsenglied beginnt im distalen Bereich gegen caudal einzuknicken.

Stadium V₄: Die Knickung ist vollständig; die Epidermis der Tarsalia wird durch das Wachstum faltig zusammengestaucht.

Stadium P₁: Die Larvenkutikula ist abgestreift; jedes Ommatidium längs des Augenhinterrandes besitzt einen Pigmentfleck in Form eines kleinen Ringes.

Stadium P₂: Nur wenige neue Ommatidien sind pigmentiert; die neue Kutikula ist an den Femur-Tibiagelenken sowie an den Tarsenenden schwach sklerotisiert.

Stadium P₃: Drei Viertel der Augenfläche (vom Hinterrand gerechnet) wird von pigmentierten Ommatidien eingenommen.

Stadium P₄: Alle Ommatidien sind pigmentiert; am Augenvorderrand sind die Flecken jedoch noch kleiner.

- Stadium P₅: Der Pigmentfleck ist in allen Ommatidien gleich gross; die Zwischenräume sind breiter als die Ommatidien und völlig pigmentfrei.
- Stadium P₆: Die hellen Zwischenräume verkleinern sich; dunkle und helle Punkte sind annähernd gleich gross.
- Stadium P₇: Die hellen Zwischenräume sind deutlich kleiner als die Ommatidienflecke.
- Stadium P₈: Im Augenzentrum verschwinden die hellen Zwischenräume.
- Stadium P₉: Nur an der Peripherie der Komplexaugen sind einige hellere Stellen übriggeblieben.
- Stadium P₁₀: An der Kaukante und Innenkante der Mandibeln erscheint eine feine, braunrote Linie, eine Chitinverstärkung.
- Stadium P₁₁: Die Verfärbung greift auch auf die Mandibelzähne über.
- Stadium P₁₂: Die Mandibelzähne sind dunkel auspigmentiert; viele Skelettteile sind an ihren Kanten stärker sklerotisiert (z. B. der Clypeusvorderrand), während die übrige Körperoberfläche noch weiss ist.
- Stadium P₁₃: Die Sklerotisierung der Kutikula hat schwach zugenommen.
- Stadium P₁₄: Die runzelartigen Oberflächenstrukturen auf Stirn und Scheitel manifestieren sich bei seitlicher Ansicht des Kopfs als dicke, schwarze Linien.

Einen Tag später erfolgt die Imaginalhäutung. Zur vollständigen Aushärtung und Pigmentierung sind jedoch noch einige Stunden nötig.

Die Stadienbestimmung sollte an frischen Individuen vorgenommen werden. Längeres Lagern in Alkohol hat zur Folge, dass die Pigmentierung der Ommatidien undeutlich wird.

4. EMBRYOGENESE DER GANGLIENKETTE

Das Zentralnervensystem von *Myrmica* entstammt wie bei allen Insekten dem äusseren Keimblatt, dem Ektoderm. In einem mittleren Eistadium ist diese Schicht im prospektiven Thoraxbereich zwei bis drei Zellagen dick (Abb. 1). Darunter liegt das Mesoderm, welches bei Ameisen mit dem definitiven Entoderm zusammen aus dem unteren Blatt entsteht (STRINDBERG, 1913). Das Mesoderm ist speziell im zukünftigen Kopfgebiet stark entwickelt, während caudal Ektoderm und Entoderm direkt aneinander stossen.

Die Ektodermzellen sind zu diesem Zeitpunkt noch morphologisch einheitlich (Abb. 5A). Ihre Kerne sind oval, gelegentlich auch abgeflacht, wenn sie eng beieinander liegen. Der Hauptdurchmesser beträgt etwa 8 μ . Das Chromatin haftet meist an der Kernmembran, weshalb das Zentrum fast immer völlig

transparent ist. Die Nukleoli sind stets sehr prägnant. Das ziemlich dichte Cytoplasma besitzt eine weite Ausdehnung. Die Ektodermzellen befinden sich in ständiger Teilung. Die Ebene dieser Mitosen liegt wie bei *Carausius* (MALZACHER, 1968) immer senkrecht zur Keimesoberfläche (Man darf allerdings den Masstab nicht zu streng anlegen). Der Embryo wächst dadurch in erster Linie in lateraler Richtung. Aber auch die Mehrschichtigkeit des äusseren Blattes beruht darauf, indem neugebildete Zellen aus Raummangel passiv ins Innere verdrängt werden (vgl. auch MALZACHER). Hin und wieder werden Tochterzellen auch direkt gegen innen abgeschnürt.

Etwas später lassen sich zwei Zelltypen im Ektoderm unterscheiden (Abb. 2, 5B). Der eine weicht praktisch nicht von den oben beschriebenen Zellen ab; es sind dies die Neuroblasten, die Vorläufer der Nerven- und Gliazellen. Aus den primären Ektodermelementen entsteht aber noch ein weiterer Typ. Seine Kerne messen nur etwa 5μ und zeichnen sich durch eine gleichmässige Verteilung des Chromatins aus. Gleichzeitig gliedert sich das Ektoderm auf: die Mediane wird von einem im Querschnitt dreieckigen Gewebe eingenommen, dessen eine Spitze noch mit der Keimesoberfläche Berührung hat. Es handelt sich hierbei um den Mittelstrang. Er enthält Gruppen von Neuroblasten, welche median zwischen den zukünftigen Ganglien, d. h. intersegmental angeordnet sind. Die übrigen, segmentalen Bezirke enthalten den zweiten, kleinkernigen Zelltyp. Der Mittelstrang wird links und rechts von den beiden Seitensträngen begleitet. Diese machen den Hauptteil des bisher einheitlichen Ektoderms aus. Sie bestehen

ABB. 1.

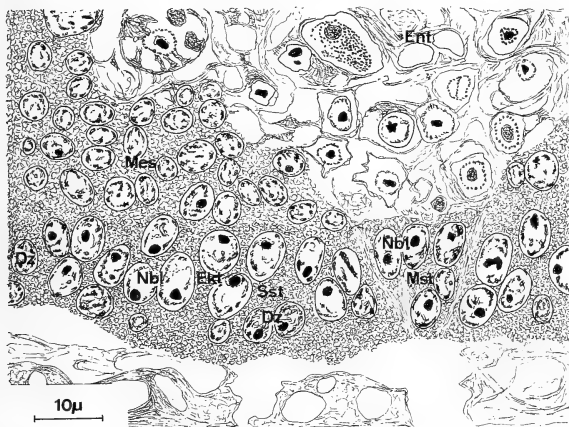
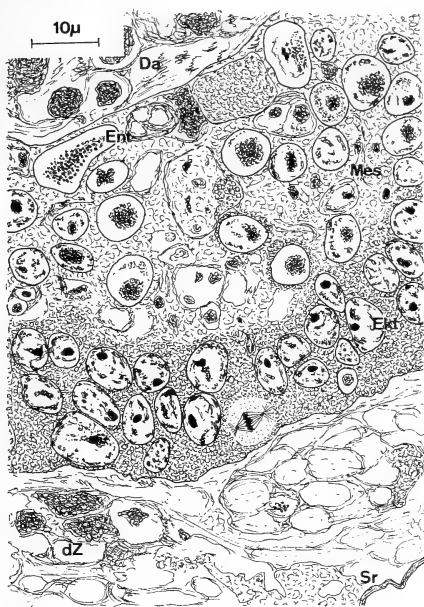
Querschnitt durch die Ventralregion eines Embryos mittleren Alters. Die Sonderung der Keimblätter ist bereits vollzogen. Das Ektoderm wächst durch äquale Mitosen, deren Teilungsebenen senkrecht zur Keimesoberfläche liegen, hauptsächlich in lateraler Richtung aus. Seine Zellen sind noch morphologisch einheitlich.

Da	Darminhalt	Ent	Entoderm
dZ	degenerierende extra-embryonale Zellen	Mes	Mesoderm
Ekt	Ektoderm	Sr	Serosa

ABB. 2.

Querschnitt durch die Ventralregion eines älteren Embryos (intersegmentaler Bereich). Das Ektoderm gliedert sich in den Mittelstrang und die beiden Seitenstränge. Neben den bereits bestehenden grosskernigen Zellen, den zukünftigen Neuroblasten, entsteht — vor allem lateral der Seitenstränge — ein weiterer Zelltyp mit kleinen, chromatinreichen Kernen. Es handelt sich hierbei um Dermatogenmaterial.

Dz	Dermatogenzellen	Mst	Mittelstrang
Ekt	Ektoderm	Nbl	Neuroblasten
Ent	Entoderm	Sst	Seitenstrang
Mes	Mesoderm		



hauptsächlich aus Neuroblasten mit einem sehr dichten Cytoplasma. In der Längsachse des Embryos sind sie gleichmässig verteilt; man kann keine Ballungszentren feststellen. Gegen lateral werden sie bald von den kleinkernigen Zellen abgelöst. Letztere sind ab und zu auch zwischen die Neuroblasten eingestreut. Zu diesem Zeitpunkt darf man noch nicht von einem rein nervösen Gewebe sprechen, da es gleichzeitig den Körperabschluss bildet. Dennoch beginnen sich die Neuroblasten bereits zu teilen (Abb. 3). Dies tun sie, ohne sich weiter zu differenzieren. Sie ordnen sich auch nicht zu neurogenen Gruppen an wie im Falle von *Carausius* (MALZACHER). Die Mitosen sind typisch inäqual; die entstehenden Zellen sind verschieden gross, wobei die grössere weiterhin Neuroblast bleibt. Die Abschnürung der kleineren Tochterzelle erfolgt bevorzugt in dorsaler Richtung. Höchstens aus räumlichen Gründen kann die Teilungsebene etwas variieren.

Die Tochterzellen sind noch nicht die Endprodukte der Neurogenese. Sie entsprechen den Gangliennutterzellen von SCHRADER (1938). Erst durch eine weitere, diesmal äquale Mitose entstehen die Ganglienzellen. Aus ihnen differenzieren sich einerseits die Nervenzellen oder Neurone und andererseits die Hüll- oder Gliazellen. Die Ebene dieser zweiten Teilung ist variabler, steht jedoch meist im rechten Winkel zur vorhergehenden. Die kleinen Richtungsunterschiede haben auch hier wieder räumliche Ursachen. Aus dem gleichen Grund findet man die von vielen Autoren (STRINDBERG, 1913; ULLMANN, 1967; SPRINGER, 1967; MALZACHER, 1968, u. a.) beschriebenen Kernreihen nur ausnahmsweise. Diese typische Anordnung besteht aus dem ganz ventral befindlichen Neuroblasten und den Gangliennutterzellen, die er nacheinander nach dorsal abgegeben hat. In einer gewissen Entfernung vom Neuroblasten verdoppelt sich die Reihe; aus einer Gangliennutterzelle entstehen zwei Ganglienzellen. Diese Säulenstruktur kommt nur zustande, wenn die Neuroblasten regelmässig nebeneinander liegen, was meist nicht der Fall ist. Weiter dorsal verwischen sich die Reihen stets. Durch Schätzungen konnte ich ermitteln, dass sich inäquale und äquale Mitosen ungefähr die Waage halten. Man kann deshalb annehmen, dass sich die Produkte der Gangliennutterzellen nicht mehr teilen. Das Volumen der Neuroblasten bleibt während der ganzen Embryogenese konstant (vgl. MALZACHER, 1968) (Abb. 5A-C).

Ganglien- und Gangliennutterzellen lassen sich im Bauchmark morphologisch nicht auseinanderhalten. Der Grund liegt einmal darin, dass keine einheitlichen Zellbezirke der einen oder andern Art vorliegen. BAUER (1904), BOTT (1928), SCHRADER (1938), u. a. fanden in der Gehirnanlage verschiedener Insekten geordnete Zonen vor. Im Oberschlundganglion von *Myrmica* existieren ähnliche Stellen. Die Neuroblasten liegen dort sehr regelmässig an der Peripherie des Zentralnervensystems. Hier stellt man dank der günstigen Anordnung gewisse Unterschiede zwischen den beiden fraglichen Zelltypen fest. Sie sind jedoch minim, und dies ist der zweite Grund, weshalb im Bauchmark eine Sonderung

nicht möglich ist. Die Kerne der Ganglienmutterzellen sind durchschnittlich etwas chromatinreicher, während die Ganglienzellkerne durch grössere Lücken im Chromatingerüst und einen prägnanten Nukleolus auffallen. Leider trifft auch der Fall von *Gyrinus* nicht zu (BOTT, 1928), wo das Kernvolumen von den Neuroblasten bis zu den Ganglienzellen stufenweise und signifikant abnimmt. Bei *Myrmica* gibt es wohl auch Kerngrössenunterschiede (meist sind hier die Kerne der Ganglienmutterzellen am kleinsten), die aber im Einzelfall keine gültige Aussage erlauben. Es besteht jedoch kein Zweifel, dass die histologischen Wandlungen im Gehirn und Bauchmark identisch sind.

Erst in der zweiten Hälfte der Embryonalentwicklung sondert sich das dermatogene vom neurogenen Material (Abb. 3). Die wenigen, zwischen den Neuroblasten befindlichen kleinkernigen Zellen verlagern sich an die ventrale Peripherie. Die Art und Weise dieser Bewegung ist nicht bekannt. Sie treten nun in Kontakt mit Zellen der gleichen Art, die von lateral dazu stossen. Dadurch bildet sich ein definitiver Abschluss, die Epidermis. Die Kerne lassen sich ohne weiteres durch ihr dichtes Chromatin von den Neuroblasten unterscheiden. Neurogenes und dermatogenes Material stossen zunächst noch direkt aneinander.

Das neurogene Gewebe gliedert sich weiter auf: die Zellmassen der Seitenstränge zeigen eine deutliche segmentale Anordnung; man erkennt bereits die Umrisse der zukünftigen Ganglien. Der Mittelstrang wurde vom starken Wachstum der Lateralstränge in die Höhe gehoben und nimmt nun die dorsalen, medianen Zonen ein.

Die Seitenstränge sind ventral zusammengewachsen. Ihre Zellen bilden den gesamten übrigen Teil der Ganglien; die grossen lateralen Bezirke und die ganze ventrale Partie. Die meisten Ganglienzellen differenzieren sich zu Neuronen aus, welche Axone und Dendriten aussenden. Diese bilden einen anfangs unscheinbaren Faserfilz, das Neuropilem. Es besteht zunächst aus zwei getrennten Massen, die lateral in der dorsalen Ganglienhälfte liegen. Jede wird von Zellen des Mittel- und Seitenstranges eingefasst. Die dorsal vom Neuropilem befindlichen Kerne nehmen diesen Platz schon vor der Bildung der Fasermassen ein; Zellwanderungen wurden nicht festgestellt (vgl. SPRINGER, 1967).

Kurz vor der Häutung trennt sich das Zentralnervensystem auch äusserlich von der Hypodermis (Abb. 4). Der meist dazwischen entstehende Spalt ist ein Teil des Hämocoels. Die Ganglien umgeben sich mit einer Hülle, dem Perineurium. Seine Zellen sind nach meinen Beobachtungen umgewandelte Ganglienzellen der Lateralstränge. An der ventralen Peripherie stellt man häufig Kerne fest, die alle Übergänge von kugeligen zu extrem abgeflachten Formen des typischen Perineuriums zeigen. Die dorsalen Ganglienbezirke erhalten ihre Hülle etwas später. Es ist nicht ausgeschlossen, dass sich daran auch der Mittelstrang beteiligt. An der Oberfläche des Perineuriums entsteht als äusserster Abschluss die feine

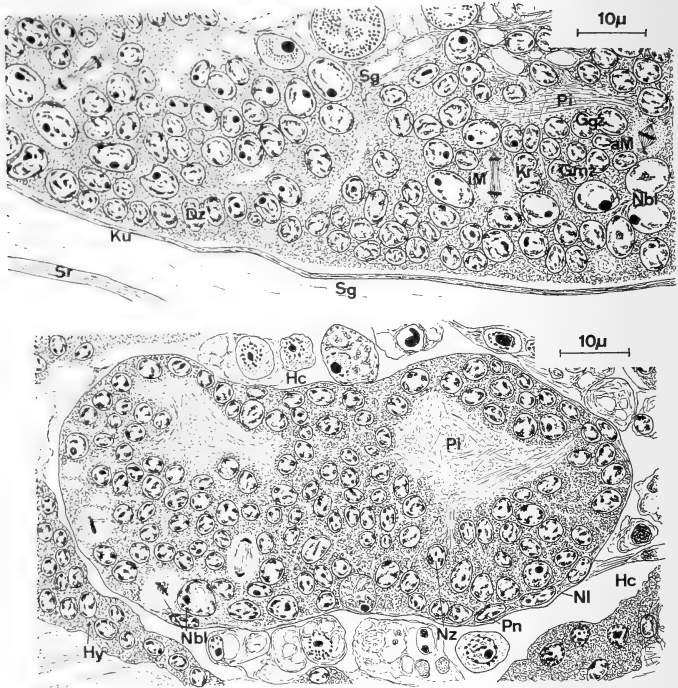


Abb. 3.

Parasagittalschnitt durch die Ventralregion eines Embryos wenige Tage vor dem Schlüpfen. Das Ektoderm beginnt sich in das ventrale dermatogene und das dorsale neurogene Gewebe zu gliedern. Die Neuroblasten geben durch inäquale Mitosen Zellen, die sog. Gangliengmutterzellen, in dorsaler Richtung ab. Durch eine weitere, äquale Teilung entstehen daraus Ganglienzellen, die sich zu Glia- und Nervenzellen differenzieren. Aus den letzteren wachsen Nervenfasern aus, die in den noch unscheinbaren Faserfilz, das Neuropilem münden.

aM	äquale Mitose	Ku	Kutikula
Dz	Dermatogenzellen	Nbl	Neuroblasten
Ggz	Ganglienzellen	Pi	Neuropilem
Gmz	Gangliengmutterzellen	Sg	Segmentgrenze
iM	inäquale Mitose	Sr	Serosa
Kr	Kernreihe		

Abb. 4.

Querschnitt durch das Prothorakalganglion eines schlüpfreifen Embryos. Das Zentralnervensystem hat sich von der Hypodermis getrennt. Sein äußerer Abschluss bildet die feine Neural-lamelle. Darunter liegt als zelluläre Hülle das Perineurium. Es entsteht zunächst an der Ventral-seite, allmählich aber auch lateral und dorsal; dabei werden gewisse Ganglienzellen an der Peripherie abgeflacht. Inäquale und äquale Zellteilungen sind noch voll im Gange.

Hc	Hämocoel	Nz	Nervenzelle
Hy	Hypodermis	Pi	Neuropilem
Nbl	Neuroblasten	Pn	Perineurium
NI	Neurallamelle		

Neurallamelle. Die Bildungsweise dieser Struktur wird ausführlich im elektronenoptischen Teil zur Sprache kommen.

Die Ausdifferenzierung weiterer Nervenzellen führt zu einer ständigen Zunahme des Neuropilems. Seine beiden Teile treten nun durch zwei hintereinanderliegende Faserzüge, die Kommissuren, miteinander in Verbindung. Zusätzlich nehmen zwei parallele Faserbündel Kontakt zwischen den Neuropilemen benachbarter Ganglien auf. Es handelt sich hierbei um die Konnektive. Sie sind sehr kurz, da die Ganglien noch direkt aneinander stossen.

Es ist allgemein anerkannt, dass die segmentalen Bereiche des Mittelstrangs ins Ganglion aufgenommen werden. Neuroblasten fehlen an diesen Stellen; die Zellen besitzen jedoch von Anfang an das Aussehen von Ganglienzellen. Über das weitere Schicksal der intersegmentalen Partien, welche Neuroblasten enthalten, bestehen verschiedene Meinungen (SPRINGER, 1967; ULLMANN, 1967). Dass diese Neuroblasten degenerieren, trifft nach meiner Meinung, mindestens bei *Myrmica*, nicht zu. Im fraglichen Gebiet konnte ich jedenfalls keine pyknotischen Kerne identifizieren. Nach meinen Beobachtungen werden die Zellen ebenfalls ins Ganglion eingefügt, und zwar wie im Falle von *Oncopeltus* (SPRINGER) ins jeweils vordere. In den hinteren dorsalen Ganglienzone ist die Zahl der Neuroblasten auffallend gross.

Die drei Thorakal- und die vorderen sieben Abdominalganglien werden als unabhängige Einheiten angelegt (vgl. Abb. 9). Die am weitesten caudal gelegene Partie ist jedoch bereits entstehungsmässig aus drei (bzw. vier) Einheiten zusammengesetzt, was der anatomische Bau beweist. Dieser Anlageplan steht im Gegensatz zu demjenigen von *Formica*, wo die Abdominalganglien 8 bis 10 getrennt entstehen und erst während der Embryonalentwicklung verschmelzen.

5. DIE GANGLIENKETTE WÄHREND DER LARVALPERIODE

a. Die Ganglienkette der Junglarve

Kurz nach dem Schlüpfen der jungen Larve kann das Bauchmark etwa wie folgt beschrieben werden (vgl. Abb. 9): Die Ganglien haben direkten Kontakt miteinander, was dem Zentralnervensystem das Aussehen eines zusammenhängenden Gewebes verleiht. Die Konnektive machen den Anschein, als seien sie nur Verbindungsstränge innerhalb dieses kompakten Gebildes. Das Bauchmark benötigt im Stadium L1 den weitaus grössten Teil der ventralen Körperhälfte. Dies ist die Folge eines stark positiv allometrischen Wachstums während der Embryogenese. Die drei Thorakalganglien sind seit ihrer Entstehung etwas grösser als die vorderen sieben abdominalen (A_1 bis A_7). Das achte ist grössermässig mit einem Thorakalganglion vergleichbar, da es, wie oben erwähnt, bereits embryonal als Komplex angelegt worden ist.

Der Grundplan lässt sich in allen Ganglien (mit Ausnahme vielleicht von A_8) unschwer erkennen. Er besteht aus dem einheitlichen ventralen Perikaryenbereich, dem Cortex, und den beiden nebeneinanderliegenden dorsalen Fasermassen, dem Neuropilem. Die beiden Faserzonen stehen miteinander durch eine vordere und eine hintere Kommissur in Verbindung. Auch das achte Abdominalganglion lässt sich in das Grundscheina einfügen, wenn man seinen zusammengesetzten Aufbau berücksichtigt. Im Sagittalschnitt stellt man sechs Kommissuren fest, welche deutlich paarweise angeordnet sind. Vom theoretisch denkbaren Ganglion A_{11} fehlt jedes Indiz.

Nur an wenigen Stellen grenzt das Bauchmark an das offene Hämocoel. Meist hat es Kontakt mit anderen Geweben wie z. B. Fettkörper, Labialdrüse, Epidermis, Tracheen, etc. Die Neurallamelle, die das Zentralnervensystem als feines Häutchen gegen aussen abschliesst, hängt mit der Basalmembran dieser benachbarten Gewebe eng zusammen (vgl. LAMPARTER, 1966). Nähere Einzelheiten darüber kommen im elektronenoptischen Teil zur Sprache (S. 1006). Die unter der Neurallamelle liegende Epithelschicht, das Perineurium, zeichnet sich durch abgeflachte und häufig polymorphe Kerne aus. Da diese nur spärlich auftreten, ist der grösste Teil der Ganglien- bzw. Konnektivoberfläche nur von feinen Cytoplasmafortsätzen bedeckt. Diese zeigen sich im lichtoptischen Bild als System von unregelmässig angeordneten, häufig in Mehrzahl übereinanderliegenden Membranen. Dadurch wird wahrscheinlich ein stabiler Zusammenhalt der Aussenwand ermöglicht. Ab und zu beobachtete ich einen weiteren Zelltyp im Perineurium mit weniger stark abgeflachten Kernen und dichtem Chromatin. Möglicherweise handelt es sich dabei um eine andere Zustandsform der Kerne. Neurallamelle und Perineurium zusammen werden als Perilemm bezeichnet (WIGGLESWORTH, 1959; PIPA & WOOLEVER, 1964; HEYWOOD, 1965, u. a.). Gewisse Autoren verwenden diesen Begriff jedoch nur für die zelluläre Scheide (LAMPARTER, 1966). Daneben existiert der Ausdruck Neurilemm für Neurallamelle (BULLOCK & HORRIDGE, 1965).

Im Cortex kann man im Stadium L1 lichtoptisch erst zwei Zellarten deutlich unterscheiden (Abb. 5D): Bei der ersten handelt es sich um die grosskernigen Neuroblasten. Diese liegen noch immer hauptsächlich an der ventralen Ganglienperipherie. Die Chromatinarmut ihrer Kerne lässt sie hell aus der Umgebung hervortreten. Der andere Zelltyp mit kleinen ovoiden Kernen nimmt die gesamten übrigen Cortexpartien ein. Er umfasst Ganglien- und Gangliennutterzellen, sowie deren Abkömmlinge, Neurone und Gliazellen. Nur gewisse Neurone können dank eines wegführenden Nervenastes als solche identifiziert werden. Gliazellen müssten aufgrund ihrer Lage wiederum zwei verschiedenen Gruppen zugeordnet werden: die erste grenzt als einschichtiges inneres Epithel den Cortex vom Neuropilem ab. Von einigen Autoren wird sie als inneres Neurilemm bezeichnet (STRINDBERG, 1913; SPRINGER, 1967; ULLMANN, 1967). Vorzuziehen

ist heute die moderne Terminologie von WIGGLESWORTH (1959), der sie Gliotyp IV nennt. Sie ist identisch mit der Faserhüllglia von LAMPARTER (1966). Die zweite Gruppe bilden Gliazellen, die zwischen die Neurone eingestreut sind. Nach LAMPARTER handelt es sich um Perikaryenhüllglia (Gliotyp III nach WIGGLESWORTH). Leider ist auch hier das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskops für

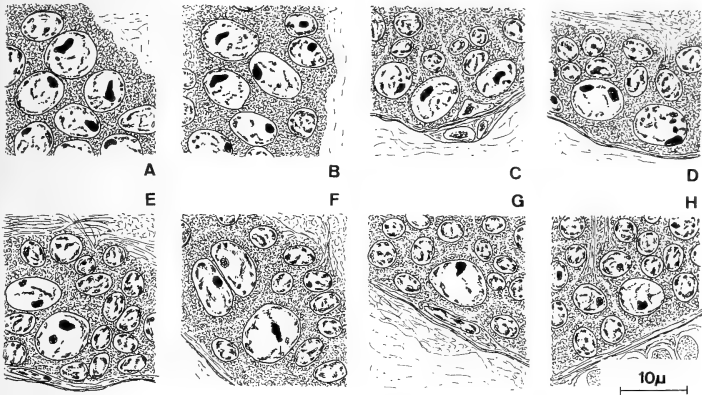


ABB. 5.

Neuroblasten in verschiedenen Entwicklungsstadien.

- A. Embryo mittleren Alters: Thorakalregion
- B. Älterer Embryo: Thorakalregion
- C. Schlüpfreifer Embryo: Thorakalganglion 3
- D. Stadium L1½: Thorakalganglion 3
- E. Stadium L2: Thorakalganglion 3
- F. Stadium L3: Thorakalganglion 3; Zweiergruppe von Neuroblasten, die durch äquale Mitose auseinander hervorgegangen sind.
- G. Stadium L3½: Thorakalganglion 3
- H. Stadium L3_{re}: Thorakalganglion 3

eine feinere Differenzierung ungenügend. Elektronenoptische Aufnahmen zeigen im gleichen Stadium bereits erkennbare Unterschiede zwischen den beiden Gliotypen. Eine stärkere Spezialisierung erfolgt jedoch erst später.

b. Die Larvalentwicklung

Die auffälligste Veränderung am Bauchmark im Laufe der Larvalentwicklung ist das Längenwachstum der Konnektive. Die Ganglien, die bisher aneinanderstießen, entfernen sich nun eines vom andern. Die Ursache dieses Vorganges liegt darin, dass die Vermehrung der Ganglienmasse mit der Grössenzunahme des Körpers nicht mehr Schritt hält (negativ allometrisches Wachstum des Bauch-

marks). Kurz vor der Metamorphose haben die Konnektive eine durchschnittliche Länge von $1\frac{1}{2}$ bis 2 Ganglien erreicht. Diese Distanzen sind meist im vorderen Abdominalgebiet etwas grösser als in den übrigen Regionen. Ausserdem spielen auch individuelle Unterschiede eine Rolle. Noch im Stadium $L2\frac{1}{2}$ beobachtete ich verschiedentlich Berührungsstellen zwischen benachbarten Ganglien.

Die Konnektive haben trotz der erwähnten Volumendifferenzen der Ganglien im Thorax denselben Umfang wie im Abdomen. Die Querschnittsfläche beträgt

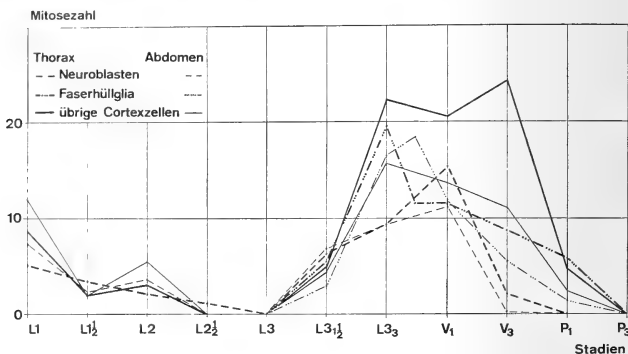


ABB. 6.

Die Summe der Mitosezahlen aller drei Thorakalganglien (dicke Linien) bzw. aller acht Abdominalganglien (feine Linien). Durchschnittswerte aus je vier Tieren. Die Mitosen der Faserhüllglia lassen sich erst vom Metamorphosebeginn an ($L3\frac{1}{2}$) von den übrigen Zellteilungen im Cortex unterscheiden.

in der jungen Larve (Stadium L1) 200 bis $250\mu^2$. Dieser Wert nimmt bis zum Beginn der Metamorphose auf etwa $300\mu^2$ zu. Auch diese Massenvermehrung verhält sich zum Gesamtwachstum negativ allometrisch.

Die histologische Entwicklung in den Ganglien der Larve zeigt etwa folgendes Bild (Abb. 6): In der Imm-Larve sind inäquale und äquale Mitosen noch immer häufig. Die Zahl der Neuroblasten bleibt konstant, was zur Folge hat, dass sie sich immer weiter voneinander entfernen. Die Variabilität der Teilungsebenen bedingt mannigfaltige Zellverschiebungen. Dadurch werden die ursprünglich ventral befindlichen Neuroblasten zusätzlich über die ganze Peripherie oder gar ins Innere des Ganglions verstreut (Abb. 5E). Später stellt man sie hauptsächlich in den lateralen Partien fest.

Das Bauchmark der Imm-Larven enthält im Thorax durchschnittlich fünf, im Abdomen etwa sieben inäquale Mitosen gesamthaft (Abb. 6). Äquale Teilungen sind um ca. 50% häufiger. Während der weiteren Entwicklung gehen diese Werte

allmählich zurück und erreichen im Stadium $L2\frac{1}{2}$ praktisch in allen Fällen den Nullpunkt. Bis zum Beginn der Metamorphose ruht jede mitotische Tätigkeit. Eine gewisse Volumenzunahme der Ganglien beruht auf Zellwachstum. Die Teilungshäufigkeit in den verschiedenen Zonen des Bauchmarks zeigt, dass schon in der jungen Larve die Thoraxregion eine Sonderstellung einnimmt.

Bis zur 2mm-Larve ($L2$) sind keine Wandlungen im Aussehen der Zellkörper festzustellen. Ausgenommen davon sind Volumenänderungen der Kerne; sie werden auf S. 991 gesondert behandelt. Im Stadium $L2\frac{1}{2}$ jedoch beginnen die Zellkerne, die das Neuropilem umgeben, sich prägnant von der Umgebung abzuheben (vgl. Abb. 10). Sie werden kugelig, haben eine distinkte Membran und lassen meist einen Zwischenraum zum eigentlichen Cortex. An dieser Stelle klappt in einigen Fällen eine artifizielle Spalte, ein Hinweis, dass die Bindung ans Neuropilem enger ist, als zur Perikaryenzzone des Ganglions. Es handelt sich hier natürlich um den bereits erwähnten Gliotyp IV bzw. Faserhüllglia. Seine grösste Häufigkeit erreicht er in der Medianebene, in welcher die Kerne dicht gepackt sind. Die Differenzierung dieses Zelltyps ist nicht an eine Teilung gebunden. Die übrigen histologischen Veränderungen während der Larvalphase sind unbedeutend.

c. Die Rolle der Neuroblasten

Um ein genaueres Bild über die Entwicklung der Neuroblasten zu erhalten, bestimmte ich in verschiedenen Stadien deren Anzahl und Kernvolumen. Diese Untersuchungen beschränkten sich auf die Thoraxregion. Zu Vergleichszwecken ermittelte ich im Metathoraxganglion an ausgewählten Stadien den Kerninhalt einiger grösserer Nicht-Neuroblasten (vgl. Abb. 5).

Pro untersuchtes Entwicklungsstadium berücksichtigte ich vier Tiere. An jedem wurden dreissig Neuroblasten ausgemessen, nämlich zehn je Ganglion. Für die Auszählungen verwendete ich dieselben vier Individuen. Auch die Volumenberechnungen der anderen Kerne stammen von den gleichen vier Schnittserien. Hier wurden im Thoraxganglion 3 je zehn Messungen ausgeführt. Den Kerninhalt bestimmte ich nach der Formel für das Rotationsellipsoid $\frac{4\pi}{3}a^2b$, welche der

Gestalt der Kerne am besten zu entsprechen scheint. Die beiden Halbachsen a und b wurden mit einem geeichten Okularmikrometer ausgemessen. Die relativ breite Streuung der Werte hängt nach MALZACHER (1968) von zwei Faktoren ab:

1. Gleichaltrige Neuroblasten können verschiedenen Grössenklassen angehören;
2. Infolge der Mitosen schwankt das Kernvolumen im Laufe der Entwicklung ganz erheblich.

In der 1mm-Larve enthält jedes Thoraxganglion durchschnittlich 57 Neuroblasten (Abb. 7), deren mittleres Kernvolumen im Stadium $L1\frac{1}{2}$ $118\mu^3$ beträgt

(Abb. 8). Die Abweichungen zwischen den drei Ganglien sind gering. Die Kerne grösserer Cortexzellen messen zur gleichen Zeit nur ca. $30\mu^3$.

Während der frühen Larvalphase, wenn Zellteilungen noch häufig sind, sinkt die Neuroblastenzahl etwas ab. Später bleibt sie längere Zeit konstant.

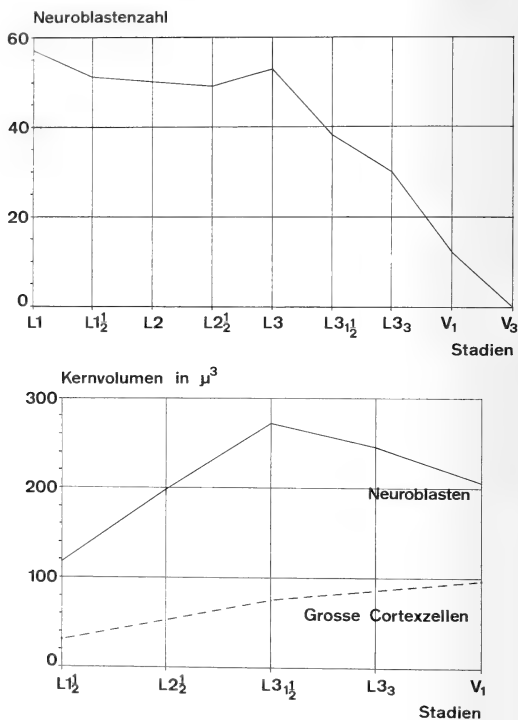


ABB. 7.

Durchschnittliche Neuroblastenzahl pro Thoraxganglion. Die Unterschiede zwischen den drei Ganglien sind nur von untergeordneter Bedeutung. Mittelwerte aus jeweils 12 Zählungen (4 pro Ganglion).

ABB. 8.

Die Veränderungen des Kernvolumens von Neuroblasten und grösseren Cortexzellen im Thoraxabschnitt. Die Unterschiede zwischen den drei Ganglien sind von untergeordneter Bedeutung. Die Neuroblastenmittel basieren auf 120 Einzelwerten (40 pro Thoraxganglion), welche an vier Tieren gewonnen wurden. Die Werte der anderen Kerne stammen von denselben vier Individuen; hier wurden jedoch nur im Metathoraxganglion je 40 Messungen ausgeführt.

Erst kurz vor dem Beginn der Metamorphose (Stadium L3) stellt man eine gewisse Zunahme fest.

Der zahlenmässige Rückgang der Neuroblasten in der jungen Larve beruht nach meinen Beobachtungen nicht auf Histolysevorgängen (vgl. BAUER, 1904; STRINDBERG, 1913; SCHRADER, 1938; PANOV, 1963). Für *Myrmica* gilt eine andere Möglichkeit, wie sie ähnlich BOTT (1928), UMBACH (1934) und MALZACHER (1968) beschrieben haben. Einige Neuroblasten gewinnen in der Interphase jeweils die Masse nicht mehr zurück, die sie an die Tochterzellen verloren haben. Mit jeder Mitose verringert sich das Kern- bzw. Cytoplasmavolumen. Damit nimmt auch der Inäqualitätsgrad der Teilungen ab. Das Ende dieser Reihe bildet eine annähernd äquale Mitose, deren Abkömmlinge sich nicht von Ganglien- bzw. Gangliennutterzellen unterscheiden. Um welchen der beiden Zelltypen es sich nun wirklich handelt, ist schwierig zu beantworten. Eine Abgrenzung ist hier wohl gar nicht mehr möglich und wahrscheinlich auch belanglos. Im Gegensatz zu anderen Insekten nehmen die embryonalen Neuroblasten zahlenmässig wenig ab. SCHRADER (1938) berichtete z. B. bei *Ephesia* nur von vereinzelt persistierenden Neuroblasten nach Beendigung der Embryonalphase, während der grösste Teil degeneriere.

Die Zunahme der Neuroblastenzahl vor dem Beginn der Metamorphose ist wahrscheinlich auf äquale Mitosen gewisser Neuroblasten zurückzuführen. Derartige Zellteilungen konnten zwar nie direkt beobachtet werden, doch stellt man im Stadium L3, kurz vor der Metamorphose, gehäuft Neuroblastenpaare fest (Abb. 5F): die beiden Kerne haben miteinander engen Kontakt; ihre Membranen gleichen sich gegenseitig an. Ausserdem besitzen die beiden Zellen zusammen ganz auffallend die Form und Grösse eines grossen Neuroblasten. Es ist naheliegend, diese fiktive Zelle als Mutterneuroblasten aufzufassen.

Das Kernvolumen der Neuroblasten wächst in der Larve deutlich an, nämlich um fast 150%. Die Kerne anderer, grosser Cortexzellen vergrössern sich während der gleichen Zeit um einen ähnlichen Betrag (100 bis 150%). Die Proportionen der beiden Kerntypen von 1:4 bleiben also etwa konstant.

6. DIE GANGLIENKETTE WÄHREND DER METAMORPHOSE

a. Äussere Metamorphose der Ganglienketten

Die äussere Metamorphose des Bauchmarks erfolgt hauptsächlich in der Vorpuppenphase. Die ersten Veränderungen setzen allerdings schon im Stadium L3_{1/2}, vier Tage vor der Defäkation ein (Abb. 9). Der wesentlichste Teil der Umwandlung erstreckt sich anschliessend über etwa acht Tage, d. h. bis zur frischgeschlüpften Puppe (Stadium P₁). Die weitere Entwicklung während der Puppenperiode ist nicht mehr so bedeutend; sie steht mit der endgültigen Ausgestaltung des Skeletts in Zusammenhang.

Die Veränderungen am Zentralnervensystem manifestieren sich auf zwei Arten: einerseits durch die Massenzunahme, welche in den verschiedenen Abschnitten nicht gleich stark ist, anderseits durch Lageveränderungen bestimmter

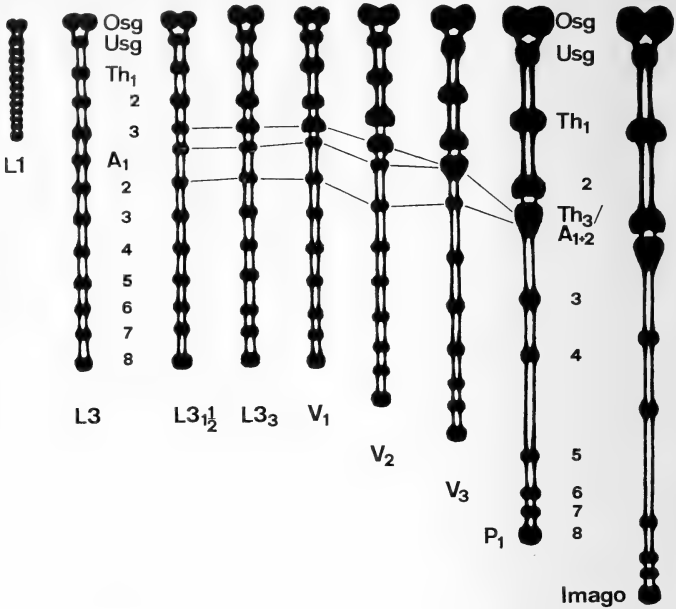


Abb. 9.

Die äussere Metamorphose der Ganglienkeite. Am dritten Vorpuppen- und am ersten Puppentag verschmelzen nacheinander die vordersten beiden Abdominalganglien mit dem Metathorakalganglion. Man beachte die starke Grössenzunahme im ganzen Vorderabschnitt des Bauchmarks während der Metamorphose. Die Verlängerung der Ganglienkeite ist durch die mehrmalige Knickung der Körperachse bedingt.

A	Abdominalganglien	Th	Thorakalganglien
Osg	Oberschlundganglion	Usg	Unterschlundganglion

Partien, welche im Extremfall zu Fusionen von Ganglien führen können. Bei *Myrmica* ist das morphologisch bedeutsamste Ereignis während der Metamorphose unzweifelhaft die Verschmelzung der Abdominalganglien 1 und 2 mit dem Metathorakalganglion. Ähnliche Beobachtungen wurden an vielen holometabolen Insekten gemacht. Aus jüngster Zeit stammen hier die Publikationen von ASHHURST & RICHARDS (1964a), PIPA & WOOLEVER (1964, 1965), SCHWAGER (1970) und BUSER (1971).

Die Ganglienkeette der 3mm-Larve (Stadium L3) hat noch ein recht regelmässiges Aussehen. Sowohl die Länge der Konnektive, als auch die Grösse der Ganglien sind entlang der ganzen Kette ziemlich ähnlich, wenn man von den geringfügigen Volumendifferenzen zwischen Thorakal- und Abdominalganglien absieht. Die Anfänge einer Volumenzunahme beobachtet man bereits im Stadium L3_{1/2}. Sie betrifft aber vorerst nur die Thorakalganglien; im Abdominalbereich bleibt das Wachstum stark zurück. Noch in der jungen Vorpuppe findet hier keine wesentliche Massenvermehrung statt, während alle drei Thorakalganglien enorm anwachsen. Erst in der älteren Vorpuppe nehmen auch die abdominalen Teile langsam an Grösse zu. Das Verhältnis verschiebt sich wenigstens nicht weiter zugunsten des thorakalen Bauchmarkabschnitts. Am ersten Puppentag sind die imaginalen Proportionen der Ganglien zueinander festgelegt.

Die Querschnittsflächen der Konnektive verändern sich während der Metamorphose analog den Ganglien. In der 3mm-Larve stellt man noch keine signifikanten Unterschiede zwischen dem Thorax- und dem Abdominalbereich fest. Der Durchschnittswert beträgt etwa $300\mu^2$. Bei den abdominalen Konnektiven bleibt er während der Metamorphose fast unverändert; im Thorax ist in der gleichen Zeit eine deutliche Zunahme festzustellen. So misst man am Konnektiv zwischen Meso- und Metathorakalganglion nach der Defäkation (Stadium V₁) bereits 700 bis $750\mu^2$. Bis zum ersten Puppentag wächst die Querschnittsfläche noch um weitere 100 bis $150\mu^2$ an. Die Metamorphose führt also zu einer Verdoppelung des Konnektivvolumens. Die Ursachen hiervon werden im elektronenoptischen Teil eingehend behandelt (S. 1016).

Lageveränderungen beobachtet man zum ersten Mal im Stadium L3_{1/2}. Das erste Abdominalganglion (A₁) rückt etwas gegen vorne, was sich während der folgenden Tage noch verstärkt. Ausserdem schwindet allmählich die Distanz zwischen den Ganglien Th₂ und Th₃. Zwei Tage vor der Defäkation (Stadium L3₃) nähern sich die Ganglien A₆, A₇ und etwas später auch A₈ einander. Da die Gesamtlänge der Kette unverändert bleibt, müssen sich konsequenterweise die übrigen Konnektive verlängern, nämlich diejenigen zwischen den Ganglien Th₁ und Th₂, sowie sämtliche zwischen A₂ und A₆. Die Verlängerungsfaktoren sind in allen diesen Abschnitten gleich. Zwischen A₁ und A₂ findet kein Wachstum statt.

Im ersten Vorpuppenstadium (V₁) hat sich der Abstand zwischen den Ganglien Th₃ und A₁ so weit verkürzt, dass sie sich beinahe berühren. Zwei Tage später (Stadium V₃) fällt vor allem eine Veränderung auf: die Gesamtlänge der Ganglienkeette wächst an, ein Vorgang, der noch bis weit in die Puppe anhält. Er beruht weder auf einem Längenwachstum des Tieres noch auf einer weiteren Ausdehnung des Zentralnervensystems in caudaler Richtung. Die Ursache liegt in der Gliederung des Körpers: die in der Larve ungefähr in derselben Horizontalebene befindlichen Ganglien werden durch Einschnürungen des Skeletts vertikal verschoben. So nimmt das vierte Abdominalganglion in der Imago dank der

Biegung zwischen Petiolus und Abdomen den am weitesten dorsal gelegenen Punkt des ganzen Bauchmarks ein. Das Nächstfolgende hingegen liegt aus demselben Grund in weitem Abstand fast senkrecht darunter.

Kurz vor der Puppenhäutung verschmelzen die Ganglien Th_3 und A_1 . Äusserlich ist der zusammengesetzte Aufbau noch deutlich erkennbar. Überdies verkürzen sich die Konnektive zwischen diesem Komplex und dem Ganglion A_2 . Dies zusammen mit der Längenzunahme des ganzen Bauchmarks führt zu einer starken Erweiterung der Distanzen zwischen A_2 und A_5 . Ein analoger Vorgang ist zwischen dem Unterschlundganglion und Th_1 , bzw. Th_1 und Th_2 zu beobachten. Die Ursache liegt darin, dass das Meso- noch näher zum Metathoraxganglion rückt und die Kopf-Thorax-Achse abgewinkelt wird.

Am ersten Puppentag vereinigt sich auch das zweite Abdominalganglion mit dem bereits vorhandenen Komplex, der nun zur absolut grössten Nervengewebe des Bauchmarks wird. Das Konnektiv zwischen A_4 und A_5 hat sich innerhalb eines Tages um ca. 100% verlängert. Ebenfalls angewachsen sind die Verbindungen zwischen A_2 und A_3 , sowie im Thoraxbereich wie oben angedeutet. Das Ganglion A_3 kommt durch diese Vorgänge in den Petiolus zu liegen, das nächstfolgende an die Hintergrenze des Postpetiolus. Die Veränderungen im abdominalen ZNS stehen in engem Zusammenhang mit der Ausgestaltung des Petiolus-Postpetiolusgebiets. Meso- und Metathorakalganglion rücken nicht mehr weiter gegeneinander, ebenso A_6 , A_7 und A_8 . In diesem letzten Fall könnte man von "Pseudokomplex" sprechen. Mit dem ersten Puppentag sind die relativen Masse der Ganglienketten endgültig festgelegt.

b. *Histologische Beobachtungen*

Auch die Metamorphose des Nervengewebes beginnt vier Tage vor der Defäkation (Stadium $L3_{1\frac{1}{2}}$). Die lichtmikroskopisch erkennbaren histologischen Wandlungen sind unauffällig im Vergleich zur makroskopischen Entwicklung des Bauchmarks. Die Gewebeveränderungen umfassen Vermehrung, Wachstum und Differenzierung der Zellen, jedoch nicht Histolyse wie z. B. im Mitteldarmepithel. Modifikationen besonderer Art treten im Zusammenhang mit den Ganglienschmelzungen auf. Verkürzung und Verlängerung der Konnektive ziehen analoge Prozesse in den Axonen nach sich. Ich verweise hierfür auf Teil II dieser Arbeit (S. 1013). Regelmässig wird bei allen Insekten während der Metamorphose die larvale Neurallamelle durch eine neue, imaginale ersetzt. Auch diese Entwicklung kommt im elektronenoptischen Abschnitt zur Darstellung (S. 1007).

Die Mitosehäufigkeit der Neuroblasten entwickelt sich während der Metamorphose folgendermassen (Abb. 6): Im Stadium $L3_{1\frac{1}{2}}$ setzt unvermittelt die Teilungstätigkeit ein. In den folgenden vier Tagen nimmt die Vermehrungsrate ständig zu, wobei das Thoraxgebiet von Anfang an bevorzugt wird. Kurz nach

der Defäkation (V_1) erreicht sie mit ca. 15 Mitosen in den drei Thorakalganglien zusammen den Höchstwert. Im ungleich grösseren Abdominalbereich erfolgen gleichzeitig nur etwa 11 derartige Zellteilungen. In der Vorpuppe geht die Zahl der inäqualen Mitosen im ganzen Bauchmark wieder rapide zurück und sinkt schon nach vier Tagen (P_1) auf den Nullpunkt. Das Zahlenverhältnis zwischen thorakalen und abdominalen Mitosen bleibt während dieser Zeit konstant.

Unter den äqualen Teilungen können diejenigen der Faserhüllgliazellen (Typ IV) und des Perineuriums dank ihrer speziellen Lage gesondert besprochen werden (s. unten). Die übrigen lassen sich nicht auseinanderhalten; es können sowohl Neurone, als auch Perikaryenhüllglia (Typ III) daraus hervorgehen. Die Mitosehäufigkeit bleibt beim Beginn der Metamorphose hinter derjenigen der Neuroblasten etwas zurück. Sobald aber genügend Gangliennutterzellen verfügbar sind, werden auch äquale Teilungen zahlreicher. Besonders in den Thorakalganglien nehmen sie sehr stark zu; hier zählt man im Stadium $L3_3$ etwa doppelt so viele äquale wie inäquale Mitosen, nämlich insgesamt etwa 22. Im Abdominalgebiet sind die Unterschiede zu diesem Zeitpunkt nicht so ausgeprägt. Später fällt hier die Kurve der äqualen Teilungen bereits wieder ab, obwohl Neuroblastenmitosen sogar noch häufiger werden. Ganz anders verläuft die weitere Entwicklung im Thorax. Die hohe Teilungsrate bleibt bis zur Defäkation erhalten, nimmt dann etwas zu und erreicht erst im Stadium V_3 ihren Höchstwert mit insgesamt 24 in allen drei Ganglien. Danach geht sie allerdings rasch zurück, ist aber noch am ersten Puppentag, nach Beendigung der Ganglienfusionen auffallend hoch.

Ein Vergleich der bisher besprochenen Mitosen zwischen Thorax und Abdomen zeigt deutliche Unterschiede. Neuroblastenteilungen zählt man umgerechnet pro Ganglion viermal, äquale Teilungen gar bis zu sechs mal mehr im Thorax als im Abdomen. Als Folge davon ist das Wachstum des Zentralnervensystems im zukünftigen Bewegungsabschnitt des Tieres viel ausgeprägter. Typisch ist in beiden Fällen, dass die Neuroblasten früher die Teilungen einstellen. Die äqualen Mitosen andererseits setzen später ein, nämlich erst dann, wenn genügend Gangliennutterzellen gebildet worden sind.

Stellt man die inäqualen den äqualen Mitosezahlen gesamthaft gegenüber, so stellt man fest, dass letztere deutlich überwiegen. Man muss daraus schliessen, dass auch Ganglienzellen teilungsfähig bleiben. Diese Feststellung gilt nur für die Metamorphoseperiode; während der Embryonalentwicklung halten sich, wie schon erwähnt, äquale und inäquale Teilungen die Waage.

Die Mitoserate der Faserhüllglia stimmt bis zum Stadium $L3_3$ fast ganz mit den übrigen äqualen Teilungen im Cortex überein. Danach fällt sie in den Thorakalganglien ab, bleibt einige Zeit stationär und sinkt erst in der Puppe auf den Nullpunkt. Im Abdomen nimmt sie zunächst noch etwas zu, geht aber nach der Defäkation auch langsam zurück. In Anbetracht seiner Feinheit ist die Mitosehäufigkeit dieses inneren Hüllgewebes überraschend hoch. Dies ist wohl

nur im Zusammenhang mit dem starken Zuwachs von Nervenfasern während der Metamorphose zu verstehen.

Das Perineurium zeigt entsprechend seiner beschränkten Masse eine geringe Teilungsaktivität. Dennoch lässt sich auch hier ein Maximum feststellen, das in die Zeit der Defäkation fällt. Pro Individuum finden sich dann etwa vier Mitosen, nämlich zwei im Thorax- und zwei im gesamten Abdominalbereich. Eine grobe Schätzung ergibt, dass sich die Zellzahl im Laufe der Metamorphose ungefähr verdoppelt. Es stellt sich die Frage, welcher Art diese mitoseaktiven Zellen sind. Licht- und elektronenmikroskopische Schnittbilder enthielten keine Anzeichen undifferenzierter Ersatzzellen im Perineurium. Offensichtlich behalten mindestens einige der larvalen, funktionellen Zellen ihre Teilungsfähigkeit bei. Einen weiteren Hinweis dafür liefern auffällige Riesenkerne, die man vom Metamorphosebeginn an beobachtet. Ihre Abmessungen betragen durchschnittlich 5 auf 10 μ . Bezeichnenderweise verschwinden sie in der älteren Vorpuppe wieder. Nach meiner Ansicht sind es Kerne, die sich zur Teilung anschicken. Das Perineurium verhält sich hier anders als die Neurone. Mit Ausnahme weniger Autoren (z. B. SANCHEZ, 1923) ist man der Auffassung, dass Nervenzellen, einmal ausdifferenziert, sich nicht mehr teilen können. Die Fähigkeit, Tochterzellen abzugliedern, beschränkt sich auf die Neuroblasten.

Auch bei den neuentstandenen Gliazellen (Typen III und IV) stellt sich das Problem der Herkunft. Eine Antwort darauf ist hier etwas schwieriger, weil keine elektronenoptischen Untersuchungen angestellt wurden. Immerhin konnte ich in der Schicht der Faserhüllglia mit dem Lichtmikroskop keine undifferenzierten Zellen (=Ganglienzellen) feststellen. Vermutlich geschieht die Neubildung in der gleichen Art und Weise wie im Perineurium. Dies würde die Ansicht von HEYWOOD (1965) bestätigen, nach welcher die imaginalen Gliazellen (Typ IV) aus larvalen Zellen derselben Schicht stammen. Ob bei der Perikaryenhüllglia zum Teil oder gar ausschliesslich Ganglienzellen die direkten Vorläufer sind, lässt sich im Augenblick nicht entscheiden.

Beim Verschmelzen zweier Ganglien werden nach meinen Beobachtungen sämtliche Zellen in den neuen Komplex aufgenommen (Abb. 10). Neurone und Glia behalten auch nach der Fusion ihren morphologischen Aspekt und vermutlich ihre Funktion bei. Die länglichen Schwann'schen Gliakerne aus den Konnektiven runden sich ab und nehmen das Aussehen von Faserhüllgliakernen an. Vorerst liegen sie in der noch deutlichen Grenzzone zwischen den beiden Neuropilemassen. Später nimmt die Zellzahl in diesen Regionen ab; vermutlich bewegt sich die Glia an die Peripherie der Fasergebiete. Auch die Cortexzonen sind noch deutlich unterteilt. Die Neurallamellen der ehemals selbständigen Ganglien schneiden in der Mediane als einheitliche Membran tief in den Perikaryenbereich ein. Beidseitig werden sie vom Perineurium begleitet. Die Ganglienfusion ist also zunächst noch inkomplett. Eine Parallelität zum Fall von *Oncopeltus* (SPRINGER,

1967) ist augenfällig; auch dort unterteilen Neurallamelle und Perineurium die Cortices nach der Ganglienverschmelzung.

In verschiedenen Insekten wirken Blutzellen als Phagocyten der larvalen Neurallamelle. Bei *Myrmica* konnte ich elektronenmikroskopisch nachweisen, dass dies— mindestens in der Nähe des Bauchmarks — nicht erfolgt (S. 1008). (vgl. PIPA & WOOLEVER, 1964, 1965). Was mit den weggeschwemmten Lamellenresten im Hämocoel geschieht, wurde nicht untersucht. Für eine ganz allgemeine Phagocytosewirkung würde das massierte Auftreten von Adipohämocyten (JONES 1962) in den Vorpuppen sprechen (Abb. 10). Bezeichnenderweise geht ihre Zahl nach der Puppenhäutung wieder zurück; man findet sie allerdings auch noch in der Imago. Während der Metamorphose häufen sie sich in der ventralen Körperhälfte und im Kopfgebiet: entlang der Hypodermis, in den Bein- und Antennenanlagen und in der Nähe der Ganglien. Dies beruht nach meiner Ansicht nicht auf einer besonderen Affinität zu diesen Geweben, sondern allein auf dem Einfluss der Schwerkraft und des Blutstroms. Die Eigenbeweglichkeit der Adipohämocyten ist, wenn überhaupt vorhanden, äusserst klein. So vermögen sie z. B. nicht, den Kontakt zwischen Ganglien und Fettkörper zu unterbrechen.

c. *Das Schicksal der Neuroblasten; das Problem der Histolyse*

Um Klarheit über das weitere Schicksal der Neuroblasten zu erhalten, führte ich Zählungen und Messungen der Kerne fort. Kurz vor dem Beginn der Mitoseaktivität (Stadium L3) enthält jedes Thorakalganglion durchschnittlich 54 Neuroblasten (Abb. 7). In den folgenden Tagen nimmt diese Menge sehr schnell ab. Nach der Defäkation sind es nur noch deren 12. Signifikante Unterschiede zwischen den drei Ganglien bestehen nicht.

Auch der Kerninhalt der Neuroblasten schwindet vom Metamorphoseeintritt an (Abb. 5G-H, 8). Im Stadium L3_{1½} misst man noch durchschnittlich $270\mu^3$, während es am ersten Vorpuppentag rund 30% weniger sind. Die Volumenkurve anderer grosser Cortexkerne zeigt in der gleichen Entwicklungsphase eine umgekehrte Tendenz. Unmittelbar nach der Defäkation (V_1) beträgt ihr Inhalt ca. $96\mu^3$, was bereits einem halben Neuroblastenkern entspricht. Diese zwei gegenläufigen Strömungen machen es zusehends schwieriger, Neuroblasten von anderen Cortexzellen zu unterscheiden. Weitere Messungen nach dem Stadium V_1 sind unbrauchbar. Die gleichen Veränderungen geben jedoch Aufschluss über den Verbleib der Neuroblasten: der Rückgang des Kernvolumens beeinflusst die Inäqualität der Zellteilungen. Mit jeder Mitose werden die Massen der beiden Tochterkerne ähnlicher und zuletzt gleich. Damit gilt das schon bei der Larvalentwicklung Gesagte: nach einer letzten, äqualen Teilung werden die Neuroblasten zu Ganglien- bzw. Gangliennutterzellen.

Um einen Irrtum auszuschliessen, untersuchte ich alle Metamorphose- und Puppenstadien auf Histolyses Spuren, durchweg mit negativem Ergebnis. Zwar

weisen viele grosse Kerne — später erkennbar als Neuronkerne — seit dem Stadium V₁ Zusammenballungen des Chromatins auf. Diese Erscheinung ist in Puppen mittleren Alters am häufigsten. Man findet derartige Kerne in den Thorakalganglien und vor allem im Unterschlundganglion, wo sie stellenweise dicht beieinander liegen. Ähnliches beobachtete MALZACHER (1968) im Oberschlundganglion von *Carausius* während der Metamorphose. Da in diesem Fall die Zellen noch voll teilungsfähig bleiben, kann von Pyknose keine Rede sein. Diese Erklärung trifft wohl auch für *Myrmica* zu. Neuroblastenkerne, soweit noch als solche erkennbar, zeigten nie diese Veränderungen. Dasselbe gilt für Perineurium und Faserhüllgliaschicht. STEOPOE & DORNESCO (1935) und HEYWOOD (1965) stellten Zerfallserscheinungen in der Ganglienhülle im Laufe der Metamorphose fest, der letztgenannte Autor ausserdem pyknotische Gliakerne (Typ IV). Offensichtlich unterscheiden sich die verschiedenen Insektenordnungen oder sogar -arten stark im Ausmass der Umwandlung.

Unabhängig von der Metamorphose degenerieren gelegentlich Schwann'sche Gliazellen im Konnektiv junger Imagines (S. 1015). Da dieser Vorgang lichtoptisch nicht weiter untersucht wurde, bleibt seine Bedeutung vorderhand ungeklärt. Im allgemeinen aber gilt für *Myrmica*, dass alle larvalen Zellen des Zentralnervensystems in irgend einer Form in das adulte Tier übernommen werden.

ABB. 10.

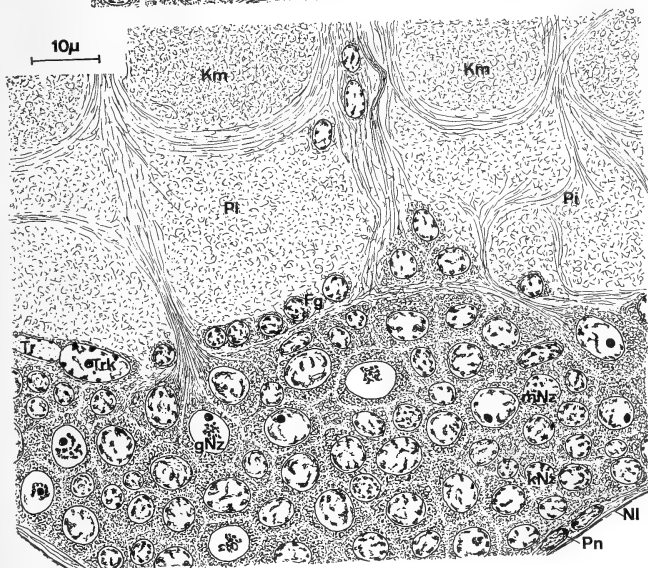
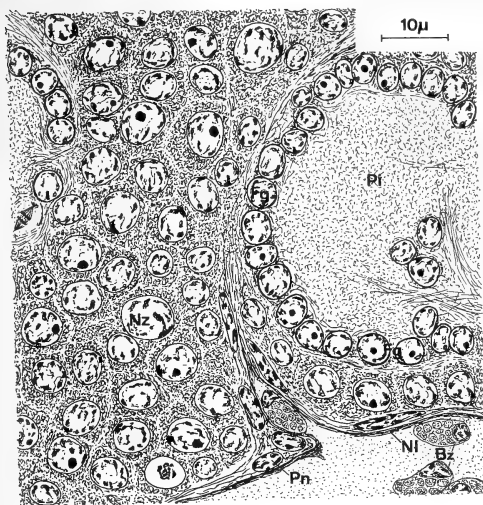
Sagittalschnitt durch die Ganglien Th₃ und A₁ während der Fusion im Stadium V₃. Neurallamelle und Perineurium bilden noch einen deutlichen Einschnitt. Faserhüllgliazellen sind zu einer kompakten Schicht angeordnet.

Bz	Blutzellen (Adipohämocyten)	Nz	Nervenzelle
Fg	Faserhüllglia	Pi	Neuropilem
Nl	Neurallamelle	Pn	Perineurium

ABB. 11.

Sagittalschnitt durch die Grenzzone zwischen den ehemaligen Ganglien Th₃ und A₁ im Stadium P₁₄ (Ausschnitt aus der Ventralregion). Nach der Rückbildung des trennenden Perineuriums sind die beiden Cortices zu einer Einheit verwachsen. Verschiedene Nervenzellen zeigen Zusammenballungen des Kernchromatins. Die Faserhüllglia bildet keine kompakte Schicht mehr.

Fg	Faserhüllglia
gNz	grosse (motorische) Nervenzelle
Km	Kommissur
kNz	kleine (Assoziations-) Nervenzelle
mNz	mittelgrosse (Assoziations-, evtl. motorische) Nervenzelle
Nl	Neurallamelle
Pi	Neuropilem
Pn	Perineurium
Tr	Trachee
Trk	Tracheenkern



7. DIE WEITERE ENTWICKLUNG BIS ZUR IMAGO

Die äussere Morphologie der Ganglienkeite ist am ersten Puppentag (P_1) festgelegt (Abb. 9). Was sich bis zur Imago noch verändert, sind nicht die Proportionen der Ganglien oder Konnektive, sondern allein die Gesamtausdehnung des Bauchmarks; das seit der Vorpuppe in Gang befindliche Längenwachstum wird erst in der älteren Puppe abgeschlossen. Seine Ursache liegt, wie schon dargelegt wurde, in der Gliederung der Tiere: das Zentralnervensystem muss sich den Einschnürungen und Winkeln der Körperachse anpassen. Auch die Ganglien nehmen gleichmässig noch etwas an Masse zu. Da Mitosen nicht mehr auftreten, muss Zellwachstum die Ursache davon sein. Die Querschnittsfläche der thorakalen Konnektive bleibt während der Puppenzeit stationär. Man misst im Mittel gegen $800\mu^2$.

Der zusammengesetzte Aufbau des Komplexganglions ist auch in Puppen mittleren Alters erkennbar. Erst allmählich bildet sich die aus den Neurallamellen und Perineurien der ehemaligen Ganglien bestehende Einschnürung zurück. Dadurch wird die Perikaryenzone zu einer Einheit (Abb. 11). Im Neuropilem verschwinden die zu Faserhüllglia gewordenen früheren Schwann'schen Zellen bald vollständig aus der Grenzregion. Deswegen sind die sechs hintereinanderliegenden Kommissuren nun nicht mehr auf den ersten Blick erkennbar.

Das Aussehen der verschiedenen Zelltypen hat sich während der Metamorphose verändert; Neuroblasten und Gangliennutterzellen sind sogar ganz verschwunden. In sechs bis acht Tage alten Puppen lässt sich folgende Einteilung vornehmen (Diese Beschreibung gilt mit Ausnahme einiger speziell erwähnter Fälle auch für die Imago) (Abb. 11): Das Perineurium besteht wiederum aus einer einzigen Zellart, deren Kerne klein, stark abgeflacht und nur spärlich gestreut sind; sie messen etwa 3 auf 6μ . Der Cortex im engeren Sinne enthält mehrere morphologisch unterscheidbare Typen: Zellen mit ovoidem, ca. 7μ langem und 6μ breitem Kern, dessen Chromatin — wie auf S. 998 bereits erwähnt — häufig im Zentrum zusammengeballt ist. Der übrige Kernraum erscheint dadurch völlig transparent. Bei erwachsenen Tieren ist der Kerninhalt meist wieder gleichmässig verteilt. Das Cytoplasma besitzt eine beträchtliche Ausdehnung und sendet Fortsätze ins Neuropilem. Dieser grösste Nervenzelltyp wird gewöhnlich als Motoneuron bezeichnet (WIGGLESWORTH, 1959; HEYWOOD, 1965; LAMPARTER, 1966; BUSER, 1971). Eine zweite Gruppe besitzt etwas kleinere Kerne (rund 6μ lang), deren Chromatin keine Zusammenballungen, hingegen eine stärkere Affinität zur Kernmembran zeigt. Der Cytoplasmagehalt ist meist geringer. Ein dritter Zelltyp zeichnet sich durch kleinste, kugelige Kerne von etwa 4μ Durchmesser aus. Im übrigen gleicht er der zweiten Gruppe. Beide zusammen stellen Assoziationsneurone dar, die zweite eventuell kleine Motoneurone (HEYWOOD, LAMPARTER, BUSER). Da wegführende Fortsätze meist nicht klar erkennbar sind, könnten sich

auch Gliazellen unter diesen beiden Kategorien befinden. Ein elektronenoptischer Nachweis derselben bietet keine Schwierigkeiten; im Lichtmikroskop hingegen sind sie nur in besonders günstigen Schnitten wegen ihres polymorphen, länglichen Kerns als Hüllzellen identifizierbar. Im Gegensatz zu *Antheraea* haben sie eine distinkte Membran und ungleichmässig verteiltes Chromatin (BUSER, 1971). Aufgrund ihrer Lage werden sie wie erwähnt als Perikaryenhüllglia bezeichnet (=Glia Typ III nach WIGGLESWORTH).

An den eigentlichen Cortex schliesst gegen innen die Schicht der Faserhüllglia (Typ IV) an, die sich schon früh von der Umgebung abgehoben hat (vgl. S. 989). Die dichtgedrängte Anordnung der Kerne in der Mediane wird in der älteren Puppe wieder gelockert, indem die Zellen nach lateral wandern und sich gleichmässig verteilen. Zudem verliert die Kernmembran an Prägnanz, sodass Faserhüllgliazellen in der Imago oft nur aufgrund ihrer besonderen Lage als solche erkennbar sind. Die Kerngrösse beträgt nun ca. 3μ .

Im imaginalen Cortex erkennt man häufig Tracheen, welche Durchmesser bis zu 3μ aufweisen können. Die Tracheenkerne überschreiten dieses Mass; bei durchschnittlich 10μ Länge weisen sie eine mittlere Breite von 5μ auf. Im Gegensatz zu anderen Insekten besitzen sie eine distinkte Membran (vgl. SCHRAEDER, 1938; BUSER, 1971).

8. DISKUSSION DER LICHTOPTISCHEN ERGEBNISSE

Das Ziel der vorliegenden lichtmikroskopischen Untersuchung war es, das Bauchmark der Insekten während seiner ganzen Entwicklung vom Ei bis zur Imago zu verfolgen. Das Hauptgewicht lag dabei auf der Thoraxregion. Vier spezielle Probleme erfuhren eine gründlichere Prüfung: 1. Das histologische Geschehen im Embryo; 2. Die neuronalen Wachstumsphasen im Vergleich zur Allgemeinentwicklung; 3. Die Bedeutung der Neuroblasten für die Entwicklung des Zentralnervensystems; 4. Das Schicksal der alternden Neuroblasten.

a. Embryonalentwicklung

Die frühe Neurogenese von *Myrmica* zeigt gegenüber anderen Insekten species keine Besonderheiten. Lediglich die Bildung der Neuroblasten geschieht in etwas abgewandelter Form: Üblicherweise lassen sich die neuentstehenden Neuroblasten durch die Zunahme ihres Kernvolumens unterscheiden. In unserem Falle behalten die Kerne dieselbe Grösse bei wie im ursprünglichen Zustand, während die prospektiven Dermatogenzellen Neubildungen mit kleinen Kernen sind. WHEELER (1891) und MALZACHER (1968) beobachteten, dass bei paurometabolen Insekten die Neuroblasten aus sogenannten neurogenen Gruppen hervorgehen, und zwar durch Teilung der Zentralzellen. Diese Entstehungsweise scheint jedoch auf Insekten niederer Entwicklungsstufe beschränkt zu sein.

Nach ihrer Differenzierung geben die Neuroblasten durch inäquale Mitosen Tochterzellen ab. Über die weitere Entwicklung dieser Elemente existieren seit langem zwei verschiedenen Meinungen: Entweder stellen sie Gangliemutterzellen dar (SCHRADER, 1938), aus welchen durch äquale Teilungen je zwei Ganglienzellen entstehen; oder es handelt sich bereits um diesen letzteren Typ, der sich nun direkt zu Nerven- oder Gliazellen differenziert. Eine umfassende Gegenüberstellung der beiden Ansichten ist in der Publikation von ULLMANN (1967) enthalten. Die Verteilung dieser beiden Möglichkeiten im Insektenreich scheint ziemlich willkürlich; nach ULLMANN kommt ihnen denn auch keine phylogenetische Bedeutung zu. Bei *Myrmica* sind die Abkömmlinge der Neuroblasten Gangliemutterzellen. Den Beweis dafür liefern die zahlreichen äqualen Mitosen in der Nachbarschaft der Neuroblasten. Durch Schätzungen konnte ich ermitteln, dass sich während der Embryogenese inäquale und äquale Teilungen etwa die Waage halten. Die Angaben von STRINDBERG (1913), der bei der Ameise *Formica* Kernspindeln nur bei den Neuroblasten beobachtete, bedürfen einer Nachprüfung.

Auch über die Herkunft des Perineuriums und der Gliahülle des Neuropilems gehen die Ansichten auseinander. Während man anfangs Blutzellen als Ursprung des Perineuriums annahm, betrachtete man es später als Abkömmling des Mittelstranges (WHEELER, 1893; TIEGS & MURRAY, 1938). Jüngere Autoren vermuten den Ausgangspunkt seiner Entwicklung in Ganglienzellen der Seitenstränge (STRINDBERG, 1913; ULLMANN, 1967; SPRINGER, 1967). Meine eigenen Befunde stehen damit in Einklang: Das Perineurium erscheint erst, nachdem der Mittelstrang von der Seitensträngen umschlossen worden ist. Zudem setzt die Bildung dieser Hülle an der ventralen Ganglienhälfte ein, die ohnehin als erste nur aus Seitenstrangmaterial besteht. Die Entstehung erfolgt im einzelnen so, dass die jeweils periphersten Ganglienzellen abgeflacht werden. Zellwanderungen wie im Falle von *Melanoplus* (BADEN, 1936) kommen mit grösster Wahrscheinlichkeit nicht vor. Über die Bildungsweise der das Neuropilem umgebenden Faserhüllglia (LAMPARTER, 1966), von WIGGLESWORTH (1959) als Gliotyp IV bezeichnet, geben die vorliegenden Untersuchungen keine klare Auskunft; dieses Gewebe lässt sich bei *Myrmica* erst in Larven mittleren Alters vom eigentlichen Cortex unterscheiden. Falls keine Zellwanderungen auftreten, müssten auch hier die Seitenstränge den grössten Teil dazu beitragen (vgl. SPRINGER, 1967), da sie fast das gesamte Neuropilem einschliessen.

Die Bedeutung des Mittelstrangs und sein Schicksal haben in der Literatur schon zu vielen Vermutungen Anlass gegeben. Auch darüber bietet die Publikation von ULLMANN (1967) eine umfassende Übersicht. Dass die segmentalen (intra-ganglionären) Teile ins Ganglion aufgenommen werden, bejahen die meisten Autoren. Die intersegmentalen Bezirke hingegen, die Neuroblasten enthalten, degenerieren in bestimmten Fällen, in anderen werden sie ebenfalls ins Ganglion

einverleibt (ULLMANN, SPRINGER). Daneben sollen auch Teile des Endoskeletts daraus hervorgehen (BADEN, 1936). Bei *Myrmica* wandern nach meinen Beobachtungen alle intersegmentalen Zellen ins jeweils vordere Ganglion. Neuroblasten sind denn auch später in den mediodorsalen, hinteren Ganglienregionen auffallend häufig. Pyknotische Kerne konnte ich nicht feststellen. Eine an sich denkbare Mitwirkung bei der Ausbildung eines Mediannerven ist auszuschliessen, da solche bei Ameisen fehlen (vgl. MARKL, 1966).

b. *Die Wachstumsphasen des Bauchmarks im Vergleich zur Allgemeinentwicklung*

Im Embryo dominiert das Bauchmark in seinem Wachstum über die meisten Organe. Das vorläufige Ergebnis ist ein kompakter Gewebewulst, welcher den ganzen Keim seiner Länge nach durchzieht und einen grossen Teil seiner ventralen Hälfte einnimmt. Die Ganglienkette wächst somit in der Embryogenese positiv allometrisch.

Die erste Entwicklungsphase des Bauchmarks ist nach dem Schlüpfen der Larven noch nicht abgeschlossen. Erst in der ca. 2 mm langen Larve stagniert das Wachstum, und die Zellteilungen hören auf. Die Zunahme der Körpergrösse bis zur Metamorphose wirkt sich in den Ganglien nicht mehr aus. Aber auch schon zuvor, vom Beginn der Postembryonalzeit an, wächst die Ganglienkette nur noch schwach. Damit verhält sie sich während der ganzen Larvalphase negativ allometrisch. Einzig die Konnektive lassen isometrische Verhältnisse erkennen, da sie der Grössenzunahme des Skeletts folgen müssen.

Die zweite Entwicklungsphase des Zentralnervensystems, die Neurometamorphose, beginnt zur gleichen Zeit wie die der meisten Organe, 4 Tage vor der Defäkation. Die Umwandlungen werden in den ersten Puppentagen beendet. Allerdings können die Konnektive auch später noch etwas länger werden, was durch mehrfache Knickung der Körperachse zustande kommt. Die Metamorphosen des Bauchmarks und der übrigen Gewebe stimmen zeitlich ziemlich genau überein. Das Bauchmark wächst jedoch dank zahlreicher Mitosen und starker Faservermehrung positiv allometrisch. Die Massenzunahme erfolgt wahrscheinlich zur Hauptsache auf Kosten des Fettkörpers.

Der erste Wachstumsschub im Embryo betrifft alle Regionen des Bauchmarks gleichmässig; das Ergebnis ist zunächst eine Kette annähernd gleichartiger Ganglien. Erst die zweite Vermehrungsphase führt zu den prägnanten Grössenunterschieden zwischen Thorakal- und Abdominalganglien. Der Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion ist einleuchtend: Entsprechend der Differenzierung des Thoraxabschnittes zum imaginalen Bewegungszentrum mit vielfältigen Muskelfunktionen muss das nervöse Regelsystem erweitert werden. Dies äussert sich unter anderem in einer Zunahme der Zellzahl. Bei *Acheta* beruht die Volumensteigerung im Gegensatz zu *Myrmica* hauptsächlich auf dem Wachstum der einzelnen Zellen (GYMER & EDWARDS, 1967).

c. Die Bedeutung der Neuroblasten und ihre Entwicklung

Die Neuroblasten stellen die Urzellen aller nervösen und gliösen Elemente dar. Sie vermögen während längerer Zeit viele Tochterzellen in kurzen Abständen abzugliedern. In der Embryonalphase tun sie dies, ohne merklich an Volumen einzubüssen. In der Junglarve geht bei vielen Insekten ein grosser Teil der Neuroblasten zugrunde. Im Falle von *Ephestia* z. B. geht ihre Anzahl von vielen Dutzenden auf nur 4 in jeder Gehirnhälfte zurück (SCHRADER, 1938). Auch bei *Myrmica* ist ein gewisser Rückgang festzustellen, der sich aber nur auf etwa 10% beläuft. In der älteren *Myrmica*-Larve vermehren sich die Neuroblasten durch äquale Teilungen wieder. Erst nach der Metamorphose erfolgt der totale Rückgang, eine allgemeingültige Tatsache im Insektenreich.

Die grosse Bedeutung der Neuroblasten, die die Larvalphase überdauern, liegt darin, dass nur mit ihrer Hilfe die Thorakalganglien zu einem wichtigen nervösen Zentrum werden können. Sie sind verantwortlich für die Bildung der neuen Assoziations- und sonstigen Zellen, die kompliziertere Koordinationsleistungen ermöglichen. Ein Funktionswechsel der schon bestehenden Neurone ist nicht wahrscheinlich. Es ist jedoch nicht auszuschliessen, dass ausser den Neuroblasten auch Gangliennutterzellen während der Larvalphase fortbestehen und zur Zellvermehrung beitragen.

In der Larvalperiode, also im Zeitraum spärlicher Zellteilungen, nimmt bei *Myrmica* der Kerninhalt der Neuroblasten sukzessive um 100 bis 150% zu. Der Höchstwert wird beim Beginn des zweiten Mitoseschubes erreicht. Während der Metamorphose geht das Kernvolumen wieder zurück. Auch die übrigen Zellen der Ganglien sind solchen Veränderungen unterworfen. Die grossen Neurone zeigen einen kontinuierlichen Anstieg während der ganzen Larval- und Metamorphosezeit. Von der 1½ mm langen Larve bis zur Defäkation bedeutet dies eine durchschnittliche Zunahme auf das Dreifache.

Aller Wahrscheinlichkeit nach steht die Kernvergrösserung sowohl bei den Neuroblasten, als auch bei den übrigen Zellen nicht in Zusammenhang mit Polyploidie oder Polytänie. Nach RISLER (1954) behalten die Neuroblasten und Gangliennutterzellen der Arbeiterinnenlarven von *Apis* trotz Kerngrössenzunahme ihren diploiden Chromosomensatz bei. Auch KRAMER (1959) beschreibt bei Arbeiterinnen von *Myrmica laevinodis* während der Entwicklung keine polyploiden Neuroblasten. In unserem Falle liessen sich auch keine Grössenklassen abgrenzen, wie sie von polytänen Kernen durchlaufen werden (BESSERER, 1956). Zudem besteht bei den Neuroblasten eine enge Beziehung zwischen der grossen Zahl eng aufeinanderfolgender Mitosen und dem Rückgang des Kernvolumens (s. unten). Aus der Literatur ist mir kein Beispiel polytärer Nervenzellen bekannt.

Bei genauer Beobachtung der Entwicklungsvorgänge kann man erkennen, dass diese Änderungen des Kerninhaltes auf das Wechselspiel zweier Faktoren

zurückzuführen sind. Der eine, der zum Rückgang des Volumens führt, besteht in der kontinuierlichen Abgliederung von Tochterzellen; der andere läuft diesem Prozess durch ständige Materialaufnahme entgegen. Während der Embryogenese halten sich beide ungefähr die Waage. Später, in der Larve, verschiebt sich das Gleichgewicht immer mehr zugunsten des volumensteigernden Faktors. Beim Beginn der Metamorphose kehrt sich das Verhältnis schlagartig um. Über die Steuerung dieses Ablaufs ist nichts bekannt.

d. *Das weitere Schicksal der Neuroblasten*

Immer wieder stellte sich bei Untersuchungen über die Neurogenese die Frage, was mit den alternden Neuroblasten geschehe. Einig war man sich nur darüber, dass sie alle nach der Metamorphose nicht mehr nachweisbar sind. Zwei Meinungen kristallisierten sich im Laufe der Zeit heraus: WHEELER beobachtete bei Insekten als erster pyknotische Neuroblasten nach beendeter Zellproduktion. Diese Feststellungen wurden später von BAUER (1904) an *Vespa*, STRINDBERG (1913) an *Formica*, SCHRADER (1938) und in neuester Zeit von PANOV (1963), sowie NORDLANDER & EDWARDS (1968) bestätigt. Andere Forscher (UMBACH, 1934; MALZACHER, 1968) fanden keine Anzeichen von Degenerationen, was auch in vollem Umfang für *Myrmica* gilt. Das Absinken der Neuroblastenzahl beruht hier auf einem kontinuierlichen Rückgang des Zellinhalts infolge der zahlreichen Mitosen. Neuroblasten lassen sich deshalb von einer bestimmten Minimalgrösse an nicht mehr von ihren Abkömmlingen trennen. Wahrscheinlich unterscheiden sie sich dann auch funktionell nicht mehr. Im Zusammenhang mit diesem Prozess nimmt der Inäqualitätsgrad der Neuroblastenteilungen ab (MALZACHER, 1968). Es kann angenommen werden, dass eine äquale Mitose das Ende der Reihe bildet. Daraus gehen zwei gleichwertige Ganglien- oder Ganglienmutterzellen hervor.

Nicht nur bei alternden Neuroblasten, auch von anderen Zellen des Zentralnervensystems wurden Abbauvorgänge beschrieben. So beobachtete HEYWOOD (1965) pyknotische Assoziations- und Motoneurone sowie Perineuriumzellen in der jungen Puppe von *Pieris*. Degenerative Hüllzellen wurden auch von anderen Autoren festgestellt (BAUER, 1904; SANCHEZ, 1923; STEOPOE & DORNESCO, 1935; SCHRADER, 1938). Bei *Myrmica* können gelegentlich in den Konnektiven junger Imagines Histolysestrukturen auftreten. Davon betroffen sind die Schwann'schen Gliazellen (vgl. S. 1015). Die Bedeutung dieses Vorganges ist unklar; ein Zusammenhang mit dem Metamorphosegeschehen ist aber wahrscheinlich auszuschliessen.

II. POSTEMBRYOGENESE DES KONNEKTIVS ZWISCHEN MESO- UND METATHORAKALGANGLION (ELEKTRONENOPTISCHE UNTERSUCHUNGEN)

1. EINLEITUNG

Verschiedene Fragen, die ich mit lichtoptischen Methoden nicht ausreichend beantworten konnte, machten die Anwendung des Elektronenmikroskops zur Bedingung. Diese Untersuchungen sollten über das Schicksal der Neurallamelle, die Rolle des Perineuriums, sowie über eventuelle Veränderungen in den Axonen während der Konnektivverkürzung Auskunft geben. Ausserdem hoffte ich, mittels Zählungen von Nervenfasern einige Angaben über deren Entwicklung machen zu können.

Alle älteren elektronenmikroskopischen Studien über den Bau des Bauchmarks der Insekten sind in der grossen Monographie von BULLOCK & HORRIDGE (1965) zusammengestellt. Die meisten dieser Arbeiten beziehen sich nur auf die imaginale Struktur (HESS, 1958, 1960; TRUJILLO-CENOZ, 1962; LAMPARTER, 1966 (an der Ameise *Formica*); LAMPARTER, AKERT & SANDRI, 1967; REHBERG, 1966; MADDELL & TREHERNE, 1967). Meines Wissens haben einzig PIPA & WOOLEVER (1965) auch dem Entwicklungsgeschehen Aufmerksamkeit geschenkt. Im Mittelpunkt ihrer Untersuchungen standen die Umwandlungen der Neurallamelle und der Axone.

Unsere eigenen Ergebnisse wurden an Konnektivquerschnitten zwischen Meso- und Metathorakalganglion gewonnen. Dieser Abschnitt des Zentralnervensystems eignete sich für unser Vorhaben am besten: Er erfährt im Laufe der Metamorphose eine starke Verkürzung, ohne dass er dabei in ein Ganglion einverleibt wird. Mit der Wahl dieser Stelle wurde zudem ein direkter Vergleich mit den Publikationen von PIPA & WOOLEVER ermöglicht.

2. POSTEMBRYOGENESE DER NEURALLAMELLE

Die Neurallamelle, die äussere, azelluläre Hülle des Zentralnervensystems, misst bei der *Myrmicalarve* im Querschnitt 0,1 bis 0,2 μ (Abb. 13). Diese Angabe gilt indessen nur für die Bezirke, die direkt ans Hämocoel grenzen. Häufig liegen andere Organe dicht am Konnektiv, wie z. B. Fettkörper, Tracheen oder Teile des Verdauungsapparates (Abb. 15). Ihre Basalmembran tritt dann in engen Kontakt mit der Neurallamelle. Eine gegenseitige Abgrenzung ist nicht mehr möglich. Die Gesamtdicke dieses "Bindegewebes" kann an solchen Stellen bis auf 0,6 μ anwachsen (Abb. 14).

Diese Membranen sind im allgemeinen amorph; gelegentlich haben sie auch

eine körnige Struktur. Wo die Neurallamelle mit einer Basalmembran zusammenhängt, tritt manchmal eine Schichtung auf (Abb. 14). Die Grundsubstanz enthält an solchen Stellen stärker elektronendichte, feine Streifen, die parallel zur Organoberfläche verlaufen. Ihr mittlerer Abstand von der Zellmembran und voneinander beträgt 600 Å. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um das Ergebnis einer Sekretion von unterschiedlich dichtem Membranmaterial durch die darunterliegenden Zellen. Mit den von zahlreichen Autoren in der Neurallamelle mancher Insekten beschriebenen Fibrillen haben sie nichts zu tun (vgl. BACCETTI, 1961; SMITH & TREHERNE, 1963; PIPA & WOOLEVER, 1965; LAMPARTER, 1966). In der larvalen Neurallamelle von *Myrmica* konnten Fibrillen nicht beobachtet werden. Offenbar sind zusätzliche Verstärkungselemente für das meist zwischen andern Organen eingebettete Zentralnervensystem nicht erforderlich.

Schon während der Larvalentwicklung lösen sich an freiliegenden Stellen der Neurallamelle häufig Teile aus den äussersten Bezirken ab. Solche Bruchstücke beobachtet man meist als kleine Partikel, gelegentlich auch als lockere Ansammlungen im angrenzenden Hämocoel. Die Neurallamelle scheint ständig unter dem Einfluss von Abbauf fermenten zu stehen. Die Herkunft dieser Enzyme ist ungewiss. Da die peripheren Lamellenzonen angegriffen werden, muss man annehmen, dass sie aus dem Hämolympdraum stammen. ASHHURST & RICHARDS (1964a) vermuteten Blutzellen, im speziellen Adipohämocyten, als Orte der Enzymproduktion.

Obwohl diese Degenerationserscheinungen schon in jungen Larven auftreten, schwindet die Neurallamelle seltsamerweise bis zur Metamorphose nur unmerklich. Hier stellt sich die Frage, ob nicht als Ausgleich eventuell eine Neubildung von innen her erfolge. Die charakteristischen Organellen einer sezernierenden Zelle, endoplasmatisches Reticulum und Golgiapparat, fehlen dem Perineurium jedoch eben während der Larvalperiode. Wahrscheinlich hält sich der Abbau in dieser Zeitspanne doch in engen Grenzen.

Bis zum Beginn der Neurometamorphose bleibt die Neurallamelle in Struktur und Umfang somit noch annähernd unverändert. Erst vom Einsetzen der Ganglienbewegungen an (Stadium $L3_{1/2}$) nimmt die Hülle allmählich ab (Abb. 19). Diese Entwicklung verläuft, mindestens im Thoraxgebiet, synchron. Ein Richtungsgradient wie im Falle von *Pieris* (HEYWOOD, 1965) tritt nicht auf. Reste von amorphem Lamellenmaterial beobachtet man an vielen Stellen in der Umgebung des Konnektivs. Wie rasch die Partikel wegtransportiert werden, ist von der Intensität des Blutstromes abhängig. In geschützten Winkeln hält sich die ursprüngliche Lamellendicke länger. Am dritten Vorpuppentag (V_3) hat die Neurallamelle bis auf durchschnittlich $0,05\mu$ abgenommen. Oberflächenveränderungen im Konnektiv führen gelegentlich zu wulstartigen Zusammenfaltungen oder Ansammlungen von Lamellenmaterial (Abb. 18). Vermutlich sind Ganglienbewegungen die Ursache hiervon.

Am ersten Puppentag (P_1) vervollständigt sich der Abbau der larvalen Neurallamelle (Abb. 24). Das verbliebene $0,05\mu$ dicke Häutchen löst sich als Ganzes von der Oberfläche ab. Es zerfällt dann in kleinere Stücke, die je nach den Kräften, die darauf einwirken, gefaltet oder übereinandergeschoben werden. Der Blutstrom treibt in den folgenden Stunden alle diese Partikel weg. Die abgelöste Restlamelle zeichnet sich durch eine stark elektronendichte Mittellinie aus, die beidseitig von hellerem, amorphem Material begleitet wird. Es ist auffällig, dass diese Struktur erst im Stadium V_3 , also kurz vor der Delamination, erscheint (Abb. 19). Die Tatsache, dass nun auch gegen das Perineurium hin lockeres Material liegt und zudem die Ablösung in einem Zug erfolgt, lässt vermuten, dass die Enzyme für diesen letzten Abbauschritt aus darunterliegenden Zellen stammen (vgl. PIPA & WOOLEVER, 1965).

Bei *Galleria* (PIPA & WOOLEVER) bringen Phagocyten, die bis zum Perineurium vordringen können, die Reste der larvalen Neurallamelle zum Verschwinden. In unserem Fall hingegen fehlen Blutzellen in der Nachbarschaft des Konnektivs fast vollständig. Das weitere Schicksal der von der Hämolymphe weggeschwemmten Membranpartikel wurde nicht untersucht. Immerhin steht fest, dass in unmittelbarer Nähe des Bauchmarks Phagocytose nicht vorkommt.

Nur während wenigen Stunden bleibt die Oberfläche des Zentralnervensystems ohne eine äussere Hülle. Bereits in der zwei Tage alten Puppe (P_2) zeigen sich die ersten Anzeichen einer imaginalen Neurallamelle (Abb. 26). Ihre Dicke beträgt zwar erst $0,05\mu$, ist aber überall konstant. Die Matrix ist amorph. In den folgenden Stadien vervollständigt sich die Anlage: Sie wächst heran und entwickelt sich strukturell. Am zehnten Puppentag (P_{10}) misst sie bereits $0,15$ bis $0,25\mu$. In der homogenen Grundsubstanz lassen sich erstmals kollagenartige Fibrillen nachweisen (Abb. 27). Im Stadium P_{12} hat die Dicke auf $0,30$ bis $0,35\mu$ zugenommen; die Fibrillenzahl ist gleichfalls angestiegen. Unmittelbar vor der Imaginalhäutung (P_{14}) ist die Entwicklung beendet. Die Neurallamelle bildet nun eine $0,35$ bis $0,40\mu$ breite Abschlusschicht. Ihre amorphe Matrix enthält zahlreiche Kollagenfibrillen, die überwiegend parallel zur Konnektivoberfläche angeordnet sind (Abb. 29). Der Fibrillendurchmesser beträgt etwa 250 \AA , ihre Makroperiode ca. 220 \AA (Abb. 29 inset). Diese ist wesentlich kleiner als bei *Formica lugubris*, einer andern Ameisenart, in welcher 600 \AA gemessen wurden (LAMPARTER, 1966; vgl. auch BACCETTI, 1961). Wie die Ergebnisse zeigen, unterscheidet sich die imaginale Neurallamelle in Umfang und Struktur deutlich von der larvalen. Auf die Frage nach dem Entstehungsort der imaginalen Neurallamelle wird später eingegangen (S. 1011).

3. POSTEMBRYOGENESE DES PERINEURIUMS

Das Perineurium, die zellige Nervenscheide, hat in der Larve eine Dicke von 0,4 bis 0,8 μ (Abb. 13). Sein Anteil an der Querschnittsfläche des Konnektivs beträgt etwa 30%. Zu neun Zehnteln des Umfangs besteht es aus zwei Schichten. In den übrigen Gebieten stösst die innere Lage an die Neurallamelle. Die äussere hat umgekehrt niemals direkten Kontakt mit dem Axonbereich. Das Perineurium sendet im Gegensatz zu *Carausius* keine Fortsätze ins Zentrum des Konnektivs aus (MADRELL & TREHERNE, 1967).

Kerne sind selten; die Cytoplasmaausläufer haben somit eine weite Ausdehnung. Die Fortsätze der innern Zellschicht sind durch ineinandergreifende Falten eng verbunden (Abb. 15) (vgl. LAMPARTER, 1966). Dadurch entsteht stellenweise ein Netzwerk von Doppelmembranen. Diese haben einen konstanten Abstand von 260 Å und sind auf der ganzen Länge alle 210 Å durch "septate junctions" verknüpft (Abb. 15 inset) (vgl. auch GILULA, BRANTON & SATIR, 1970). Alle übrigen Doppelmembranen haben keine speziellen Haftstrukturen. Ihre Abstände sind infolgedessen nicht so regelmässig. Interzellularlücken von über 300 Å wie im Falle von *Carausius* kommen allerdings nicht vor.

Das Cytoplasma der beiden Schichten unterscheidet sich im Organellengehalt nicht. In der Larve fallen am meisten die zahllosen Mikrotubuli auf (Abb. 13). Sie haben einen Aussendurchmesser von etwa 220 Å und sind stets nach zwei bestimmten Richtungen angeordnet, die konsequent in einem rechten Winkel zueinander stehen. Meist verläuft der grössere Teil parallel zur Konnektivachse, ohne streng damit übereinstimmen zu müssen. Der Rest erscheint dann im Querschnitt längs getroffen, zieht sich also ringförmig entlang der Oberfläche. Die Tubuli liegen häufig nach ihrer Orientierung gesondert in den beiden Schichten, wobei innen die axiale Richtung bevorzugt wird. Die streng gekreuzte Anordnung dieser Elemente erinnert an den Aufbau der pflanzlichen Zellwand: Hier sind es Zellulosefibrillen, in unserem Fall Mikrotubuli, deren "Kreuztextur" wohl besonders günstige mechanische Eigenschaften aufweist.

An anderen Organellen ist das Perineurium junger Larven arm. Bezüglich des Stoffwechsels macht es einen recht inaktiven Eindruck. Das endoplasmatische Reticulum fehlt vor der Metamorphose, ebenso Golgi-Komplexe. Mitochondrien treten erst in mittleren Larvenstadien auf (Abb. 16). Sie haben einen Durchmesser von etwa 0,2 μ und eine Länge von 3 μ und mehr, sind also sehr langgestreckt. Sie richten sich mehrheitlich nach der Konnektivachse aus. Gelegentlich beobachtet man Mitochondrien mit nur wenigen und zum Teil unvollständig durchgeschnürten Cristae (Abb. 16). Wahrscheinlich handelt es sich um Organellen, die sich eben ausdifferenzieren. Ein weiterer Plasmabestandteil sind kleine, elektronendichte Grana. Man begegnet ihnen schon in der Junglarve.

Mit dem Beginn der Ganglienverschiebungen setzen auch im Perineurium die ersten Veränderungen ein. Kerne beobachtet man nun häufiger, was auf deren Wachstum zurückzuführen ist. Die lichtoptische Prüfung ergab keine gehäufte Mitosetätigkeit. Einige Kerne schwellen überdurchschnittlich an (Abb. 21). Mit etwa 5μ kleinem und bis zu 10μ grossem Durchmesser sind sie identisch mit den im lichtoptischen Teil erwähnten Riesenkernen in der Peripherie der Ganglien (S. 996). Die entsprechenden Werte normaler Perineuriumkerne betragen höchstens 3 bzw. 6μ . Ab und zu sind Axone von Einfaltungen der Perineurialzelloberfläche eingeschlossen (Abb. 17). Dass es tatsächlich Nervenfasern und nicht Fortsätze der inneren Zellage sind, beweist der Mangel an "septate junctions" zwischen den umfassenden Membranen. Das Perineurium lässt eine Spalte zum Axonbereich des Konnektivs frei, die ihrerseits aber durch "septate junctions" unterbrochen wird.

Die auffallendste Veränderung im Perineurium während der frühen Metamorphose ist die Dickenzunahme grosser Cytoplasmabezirke (Abb. 18, 21, 22) (HEYWOOD, 1965; PIPA & WOOLEVER, 1964, 1965). Sie setzt bei *Myrmica* nach der Defäkation (V_1) ein, erreicht in der späten Vorpuppe (V_4) ihren Höhepunkt und wird während der Puppenentwicklung wieder rückgängig gemacht. Meist ist nur die periphere Zellage davon betroffen. Sie kann bis auf 5μ anwachsen. Der Flächenanteil des Perineuriums wird dadurch nicht gross beeinflusst, da die Dickenzunahme nicht überall gleich stark ist und zudem durch das Anwachsen der Axonzahl ausgeglichen wird. Die Massenausdehnung des Perineuriums kommt durch das Anschwellen des Grundplasmas bei gleichzeitiger Vakuolisierung gewisser Zellbezirke zustande. Das Cytoplasma hat ein sehr lockeres Gefüge, ist aber grösstenteils mit rosettenförmig angeordneten Glykogenkörnern angefüllt (Abb. 22). Auch die innere, wenig verdickte Schicht enthält reichlich Glykogen. Die Vakuolen sind optisch leer; ihr Inhalt wurde vermutlich bei der Acetonbehandlung herausgelöst. Endoplasmatisches Reticulum und Golgi-Zisternen erscheinen kurz vor der Defäkation zum ersten Mal (Stadium $3_{1\frac{1}{2}}$ bzw. $L3_3$). Sie sind in der Vorpuppe in grosser Menge vorhanden, desgleichen Mitochondrien. Das endoplasmatische Reticulum liegt stets nur in der rauen Form vor.

Durch seine Vielzahl von Organellen macht das Perineurium der Vorpuppen einen stoffwechselaktiven Eindruck. Die Mitochondrien deuten wohl auf seine Barrierefunktion zwischen dem externen und internen Milieu des Konnektivs hin (SMITH & TREHERNE, 1963; LAMPARTER, 1966). Im endoplasmatischen Reticulum und den Dictyosomen muss man eine Vorbereitung für die Bildung der imaginalen Neurallamelle sehen. Auch die Glykogenansammlung, die später wieder verschwindet, spricht dafür.

Schon am ersten Puppentag (P_1) wird die Verdickung zu einem grossen Teil rückgängig gemacht (Abb. 24). Die beiden Schichten messen nur noch etwa 3μ

in der Dicke. Die grossen Glykogenmengen sind stark zusammengeschrumpft. An ihrer Stelle liegen häufig Mitochondrien dicht gepackt. In der weiteren Entwicklung fallen die vielen Kerne und die oft geringe Ausdehnung jeder Zelle an der Konnektivoberfläche auf (Abb. 26). Diese Erscheinung beruht meiner Meinung nach nicht auf Zellteilungen, sondern auf der nun beendeten Konnektivverkürzung. Weil die jetzige Oberfläche nur noch einen Bruchteil der larvalen ausmacht, wird der Zellinhalt auf einen engeren Bezirk zusammengedrängt.

Besonderes Augenmerk richtete ich auf eventuelle Abbauvorgänge. Bei *Pieris* (HEYWOOD, 1965) und beim Seidenspinner (STEOPOE & DORNESCO, 1935) degenerieren während der Metamorphose grosse Bezirke des Perineuriums. Von wenigen übriggebliebenen Zellen geht später eine vollständige Erneuerung aus. Diese Angaben stimmen mit meinen eigenen Beobachtungen nicht überein. Degenerierende Zellen (deren Plasma schrumpft und stark elektronendicht wird) (HESS, 1960; LAMPARTER, AKERT & SANDRI, 1967) konnte ich im Perineurium nicht feststellen.

Die weitere Entwicklung des Perineuriums ist von starken histologischen Veränderungen geprägt. Vom ersten Puppentag an erlangen seine Zellen mehr und mehr das Aussehen eines sezernierenden Gewebes (Abb. 27, 28): Endoplasmatisches Reticulum, Golgi-Zisternen, Vesikel und Vakuolen vermehren sich stark. Die Zisternen des endoplasmatischen Reticulums sind deutlich erweitert. Verbreitert ist oft auch der Interzellularraum zwischen benachbarten Perineuriumzellen, z. B. in Form einer trichterförmigen Mündung gegen die Neurallamelle (Abb. 28). Diese Räume, wie auch die erwähnten Vakuolen, enthalten Material, das dieselbe Struktur und Elektronendichte aufweist wie die Matrix der Neurallamelle. Den Höhepunkt in seiner Ausgestaltung als sezernierendes Gewebe erreicht das Perineurium zwischen den Stadien P_{10} und P_{12} (mit ca. $1,6 \mu$ Dicke). Da dies gleichzeitig die Phase des stärksten Lamellenwachstums darstellt, kann kein Zweifel darüber bestehen, dass das Perineurium der Entstehungsort der imaginalen Neurallamelle ist (vgl. PIPA & WOOLEVER, 1965). Aufgrund dieser Befunde ist zu vermuten, dass die Bildung der larvalen Neurallamelle in derselben Art und Weise erfolgt.

Die letzte Phase der Entwicklung ist durch eine rapide Massenabnahme und Entdifferenzierung des Perineuriums gekennzeichnet (Abb. 29-32). Kurz nach der Imaginalhäutung (Stadium Im₁) beobachtet man tiefgreifende Veränderungen, die noch in mehrtägigen Tieren andauern. Das Cytoplasma schwindet in kurzer Zeit, sodass in der älteren Imago die beiden Schichten zusammen nur noch $0,1$ bis $0,4 \mu$ messen. Der Anteil an der Querschnittsfläche des Konnektivs geht in der gleichen Zeit von 30% auf 10% zurück. Andererseits wird die Verzahnung der innern Schicht verstärkt. Systeme von Doppelmembranen, die durch "septate junctions" zusammengehalten werden, dehnen sich aus (Abb. 29). Die Fortsätze verlieren innert kurzer Zeit fast alle ihre Organellen (Abb. 31). Nur in Kernnähe

bleiben die ursprünglichen Verhältnisse bestehen. Das Endergebnis ist ein äusserst feines, immer noch doppelschichtiges Gewebe, das mit Ausnahme vereinzelter Mitochondrien und Mikrotubuli frei von Organellen ist.

Die auffälligen Wandlungen des Perineuriums in der letzten Entwicklungsphase hängen wohl eng mit seinen veränderten Funktionen zusammen. Nicht gewechselt hat natürlich seine Aufgabe als physiologische Schranke. Darauf deuten die verbliebenen Mitochondrien hin. Alle Organellen jedoch, die für die Bildung der Neurallamelle benötigt wurden, sind verschwunden. Dafür erreicht die enge Verzahnung der Cytoplasmafortsätze hier ihr Maximum. Anscheinend hat im erwachsenen Tier die mechanische Beanspruchung zugenommen, z. B. durch Bewegungen des Kopfs. Eine weitere Tatsache spricht dafür: Das Perineurium füllt Lücken zwischen Axonen aus, die peripher aus der Faserzone herausstehen. Es glättet damit die Konnektivoberfläche und verleiht ihr so zusätzliche Festigkeit.

Meines Wissens wurden ähnliche Beobachtungen an anderen Insekten bisher nicht gemacht. Es scheint, dass das Perineurium anderer Arten in der Imago eine weniger spezialisierte Struktur hat.

4. POSTEMBRYOGENESE DES NERVENFASERBEREICHS

Der Nervenfaserbereich zwischen dem zweiten und dritten Thorakalganglion hat in der jungen Larve (Stadium L1) einen sehr übersichtlichen Aufbau (Abb. 13). Das Zentrum des Konnektivs nimmt eine kompakte Axonmasse ein, die durch Gliafortsätze vom Perineurium abgegrenzt wird. Die Kerne dieser Zellen sind ovoid; ihre Länge beträgt etwa $4,5\ \mu$, die Breite ca. $3,5\ \mu$. Im Gegensatz zu andern Insekten sind es bei *Myrmica* durchwegs Schwannzellen (MADRELL & TREHERNE, 1967). Riesengliakerne mit einem Durchmesser von 50 bzw. $80\ \mu$ (PIPA & WOOLVER, 1964) stellte ich nicht fest.

Die Ausläufer der Schwannzellen haben eine Dicke von $0,4$ bis $0,8\ \mu$. Gelegentlich entsenden sie Sekundärfortsätze in zentraler Richtung, die jedoch nur oberflächlich zwischen die Nervenfasern eindringen. Form und Umfang der Axone sind sehr einheitlich. In bestimmten Zonen zeigen sie eine auffallend regelmässige hexagonale Anordnung. Möglicherweise stellt diese raumsparende Struktur die ursprüngliche Verteilung der Neurite im auswachsenden Konnektiv dar.

Das Cytoplasma der Schwannzellen und der Axone enthält erst wenige Organellen. Einzig Mikrotubuli sind in beiden Zellarten reichlich vorhanden. Im Gegensatz zum Perineurium verlaufen sie jedoch fast ausschliesslich parallel zur Konnektivachse. Höchstens in den peripheren Gliabezirken treten hie und da Tubuli auf, deren Richtung um 90° davon abweicht. Die Mitochondrienversorgung ist noch schwach (vgl. Abb. 15). Diese Organellen haben verschiedene Grösse: ausser dem bereits erwähnten Typ von ca. $0,2\ \mu$ Dicke findet man feinere, deren

Durchmesser bis zu $0,1 \mu$ betragen kann. Im innern Aufbau unterscheiden sie sich nicht. Somit sind die kleineren keine Entwicklungsvorstufen; in allen Fällen handelt es sich um fertig ausdifferenzierte Organellen. Das Schwannzellplasma ist in der Junglarve bereits im Besitz von endoplasmatischem Reticulum, allerdings erst in geringer Menge. „Septate junctions“ treten im gesamten Faserbereich, wie auch zwischen Perineurium und Gliafortsätzen, nicht auf. Hingegen beobachtet man regelmässig Desmosomen vom „Macula adhaerens“-Typ zwischen Schwann'schen Zellfortsätzen (Abb. 16).

Die Schwannzellen erfüllen wohl ähnliche Aufgaben wie die Nervenscheide: auf der einen Seite haben sie Stützfunktion, auf der andern Seite bilden sie eine weitere Barriere zwischen dem Aussenmedium und den Neuriten. Insofern sind sie für deren Versorgung mit Nährstoffen verantwortlich.

Während der Larvalentwicklung erfährt der Axonbereich einige Umwandlungen (Abb. 15). Die Sekundärfortsätze der Schwann'schen Zellen wachsen in zentripetaler Richtung aus und durchziehen schliesslich (Stadium L3₀) netzartig die gesamte Faserzone. Dadurch werden Gruppen von einigen Dutzend Axonen jeweils von einer einheitlichen Glia-scheide umhüllt. Zusätzlich können Nervenfasern in direkten Kontakt mit dem Perineurium treten. Diese Massnahmen verbessern die Nährstoffversorgung. In der Larvalperiode verändert sich auch das ausgewogene Grössenverhältnis der Axone. Einige wenige nehmen deutlich an Umfang zu. Form und Anordnung der Neurite verlieren ihre Einheitlichkeit.

Im Stadium L3_{1/2}, also kurz nach dem Beginn der Konnektivverkürzung, fiel mir eine ungewöhnliche Erscheinung auf (Abb. 16). In einem genau quergetroffenen Konnektiv, mitten zwischen den beiden Ganglien, fand sich eine diagonal durch den Schnitt verlaufende Zone von längs angeschnittenen Nervenfasern. Unmittelbar daneben waren Axone schief getroffen; an einer andern Stelle zeigten sie ein exaktes Querschnittsbild. Zählungen von Neuriten in verschiedenen Ebenen desselben Konnektivs ergaben Schwankungen um fast 10%. Diese Tatsache, sowie ein Rekonstruktionsversuch, bestätigen die Annahme, dass die Axone an gewissen Stellen gruppenweise aufgefaltet werden. Die unterschiedlichen Werte bei den Zählungen kommen meiner Meinung dadurch zustande, dass infolge der Schlaufenbildung Nervenfasern zum Teil zweimal berücksichtigt wurden. Axonschlingen wurden bisher an verschiedenen Insekten lichtoptisch beobachtet (PIPA & WOOLEVER, 1964; SCHWAGER, 1970; HEINERTZ, unpubl.). Nach den experimentellen Untersuchungen von PIPA (1967, 1969) entstehen sie durch Bewegungen der Gliazellen im Zuge der Konnektivverkürzung.

PIPA & WOOLEVER (1965) vermuteten degenerative Prozesse für das Verschwinden der Axonschlingen. Sie konnten mit dem Elektronenmikroskop allerdings keine verdächtigen Nervenfasern feststellen. Auch meine eigenen Beobachtungen führten zu einem negativen Ergebnis, obwohl die untersuchten Querschnitte in verschiedenen Ebenen des Konnektivs lagen.

Axonschlingen scheinen nicht häufig vorzukommen. Ich konnte sie nur in dem einen Stadium $L3_{1,2}$ feststellen. In den übrigen Gebieten des Konnektivs ändert sich während der Verkürzung nicht viel. Die Neurite divergieren in Form und Umfang noch mehr. Daraus resultiert eine grössere Mannigfaltigkeit. Die Gliaversorgung wird intensiviert (Abb. 21). Schwannzellkerne finden sich nun auch im Innern des Faserbereichs. Sie fallen durch ihren polymorphen Umriss auf.

Vergleicht man die Gliaverhältnisse in der jungen Vorpuppe (V_1) mit einem analogen Stadium von *Galleria*, so stellt man wenig Gemeinsames fest. Die Entwicklung dieses Zelltyps ist hier im Gegensatz zu *Myrmica* schon sehr viel weiter fortgeschritten. Jeder Neurit ist von einer separaten Hülle umgeben, die meist sogar aus mehreren Einzelfortsätzen zusammengesetzt ist. Diese Ausläufer sind nach PIPA & WOOLEVER Abkömmlinge von "giant neuroglial cells". Schwannzellen kommen nach ihren Angaben bei *Galleria* nur in Gangliennähe vor.

Die Cytoplasmastruktur der Gliazellen und Axone bleibt ähnlich wie der Bau des Faserbereichs bis zur Puppenhäutung ziemlich unverändert. Die Mitochondrien vermehren sich nur schwach; etwas stärker das endoplasmatische Reticulum im Schwannzellplasma. Am letzten Vorpuppentag (V_4) bietet sich etwa folgendes Bild (Abb. 21): das meist stark elektronendichte Grundplasma der Gliazellen enthält viel endoplasmatisches Reticulum mit teilweise erweiterten Zisternen nebst einer grossen Menge Mitochondrien. Der Axoninhalt ist im allgemeinen etwas weniger dicht. In der Nähe des Perineuriums liegen hie und da Golgi-Apparate und Vesikel (vgl. Abb. 19). Zahl und Verteilung der Mikrotubuli hat im ganzen Faserbereich nicht geändert.

An gewissen Stellen bestehen direkte Kontakte zwischen dem Cytoplasma zweier benachbarter Axone (Abb. 20). Es handelt sich dabei um Lücken in den gegenüberliegenden Membranen von verschiedener Weite. Es besteht keinerlei Ähnlichkeit mit einer Synapse. Diese Erscheinung wurde in der Vorpuppe und in der Puppe beobachtet. Ob es Nervenfasern sind, die sich verzweigen oder axo-axonische Kontaktstellen, müsste durch weitere Untersuchungen abgeklärt werden. Immerhin zeugt die Beschreibung eines soma-somatischen Kontaktes ähnlicher Struktur zwischen Neuronperikaryen bei der Waldameise (LAMPARTER, 1966) eher für die zweite Möglichkeit. Noch unerklärlicher sind Verbindungen zwischen Axoplasma und Schwannzellplasma. Eine Täuschung durch Artefakte ist ausgeschlossen; die beiden Membranen vereinigen sich deutlich am Rande der Kontaktstelle.

Am ersten Puppentag (P_1) hat sich die Struktur des Faserbereichs überraschend verändert (Abb. 23). Das Schwannzellplasma ist stark angewachsen, wodurch grosse, axonfreie Bezirke entstanden sind. Die Zahl der Kerne hat indessen nicht zugenommen. Endoplasmatisches Reticulum und Mitochondrien haben mit dieser Entwicklung nicht Schritt gehalten. Deshalb sind weite Gebiete praktisch frei von Organellen. An ihrer Stelle befinden sich Tausende

von dichtgepackten Grana (wahrscheinlich Ribosomen). Grössere, extrazelluläre Räume, welche die Lage von degenerierten Axonen bezeichnen könnten (PIPA & WOOLEVER, 1965), stellte ich nicht fest.

Die grosse Ähnlichkeit mit den Verhältnissen in der 4½-stündigen Puppe von *Galleria* ist auffallend. Auch hier sind weite, ununterbrochene Gliaräume charakteristisch. Wie uns die Gegenüberstellung in der Vorpuppe gezeigt hat, geht die Entwicklung jedoch von einer andern Grundstruktur aus: bei *Myrmica* ist eine Intensivierung des Gliawachstums notwendig, im anderen Fall genügt es, die Cytoplasmafortsätze zurückzuziehen.

Im Laufe der Puppenzeit verschwinden die zusammenhängenden Schwannzellbezirke sukzessive (Abb. 25). Ihre grosse Masse wird auf viele kleine Fortsätze verteilt. Die individuelle Glierversorgung der Axone wird dadurch in kurzer Zeit verbessert. Ein weiterer Wachstumsschub in der älteren Puppe (P_{10}) führt zu einer noch intensiveren Durchdringung mit Cytoplasmaausläufern (Abb. 27, 28). Die Nervenfasern nehmen an Umfang zu, weichen darin jedoch immer stärker voneinander ab. Die grösseren unter ihnen haben in der Regel einen polymorphen Umriss.

Der Aufbau des imaginalen Faserbereichs als Endergebnis der Entwicklung kann etwa folgendermassen beschrieben werden (Abb. 31, 32): Die kleinsten Axone sind fast durchwegs zu Gruppen zusammengefasst, welche über den ganzen Querschnitt verteilt sind. Die grössten Neurite liegen häufig auch beieinander, während mittelgrosse eine spezielle Anordnung vermissen lassen. Mit Ausnahme von wenigen Fasern sind alle einzeln von Schwann'schen Zellfortsätzen umgeben. Axone mit grossem Umfang werden oft sogar von mehrfachen Ausläufern umhüllt, eine Anordnung, die sehr an die Vorpuppe von *Galleria* erinnert. Die Gliahüllen können gelegentlich auch Einstülpungen ins Axoplasma ausbilden (Abb. 32).

Die Feinstruktur der Neurite hat in der Puppe keine grossen Wandlungen durchgemacht. Einzig auffällige Tatsache ist die Vermehrung und das Wachstum der Mitochondrien. Im imaginalen Konnektiv sind solche mit einem Durchmesser von $0,5\mu$ keine Seltenheit. Bis zu den kleinsten mit $0,1\mu$ existieren alle Übergänge. In den grösseren Axonen liegen die Mitochondrien meistens peripher. Das Axoplasma ist von Faser zu Faser unterschiedlich elektronendicht (Abb. 30).

Die Veränderungen im Cytoplasma der Gliazellen laufen in der letzten Entwicklungsphase parallel zu denjenigen im Perineurium (Abb. 31, 32). Die Fortsätze nehmen rapid an Umfang ab; die Mehrzahl davon misst in der Imago noch $0,1$ bis $0,2\mu$. Ihre Kerne sind polymorph. Mit Ausnahme einiger weniger Mitochondrien verlieren sie alle ihre Organellen. Damit im Zusammenhang stehen vielleicht auch folgende Beobachtungen (Abb. 30): Das Konnektiv eben geschlüpfter Tiere (Im_j) enthält gelegentlich degenerierende Schwannzellen mit stark elektronendichtem Inhalt. Im Cytoplasma sind mehrere kleine und eine grosse, helle Vakuole eingeschlossen, deren Durchmesser $2,5$ bis $3,0\mu$ beträgt.

Die Fortsätze werden zurückgezogen oder an Ort und Stelle abgebaut. Sie lassen Lücken übrig, die aber sehr rasch von anderem Gewebe aufgefüllt werden. Die Ursache und Bedeutung dieser Degenerationen ist unklar.

Der im Gegensatz zur Larve viel differenziertere Aufbau des Axonbereichs ist eine Parallelerscheinung für die weitaus komplexeren Muskel- und Sinnesleistungen der Imago.

5. DIE TRACHEOLENVERSORGUNG

Die Konnektive zwischen dem Meso- und Metathorakalganglion haben äusserlich an verschiedenen Stellen Kontakt mit grösseren und kleineren Tracheen (Abb. 31). Eine der wichtigsten hievon verläuft ventral quer zu den Konnektiven. JANET (1904) bezeichnete sie bei *Myrmica* als "Tronc trachéen transversal ventral". Die untersuchten Abschnitte des Zentralnervensystems werden jedoch von keiner dieser Tracheen direkt versorgt. Sowohl lichtmikroskopisch als auch im elektronenoptischen Bild konnte ich keine ins Konnektiv eintretenden Tracheolen feststellen. Auch in dieser Beziehung unterscheidet sich *Myrmica* vom Schmetterling *Galleria* (PIPA & WOOLEVER, 1965). Die Sauerstoffversorgung wird in unserem Fall durch Tracheolen gewährleistet, die von den grossen Tracheen neben den Ganglien abzweigen, in diese eindringen und von dort längs durch die Konnektive verlaufen. Solche Strukturen beobachtet man in der Faserzone aller Stadien. Sie liegen meist im Zentrum eines Cytoplasmafortsatzes (Abb. 15). Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um Ausläufer der Endotrachealzellen (LAMPARTER, 1966), deren Kerne in den Ganglien lokalisiert sind. Die Tracheolenversorgung ist im Laufe der Postembryogenese nur minimalen Änderungen unterworfen.

6. AXONZÄHLUNGEN WÄHREND DER POSTEMBRYOGENESE

Um das dynamische Geschehen während der Entwicklung besser erfassen zu können, bestimmte ich an einigen Stadien die Anzahl der Nervenfasern. Dazu dienten wiederum die Konnektivquerschnitte zwischen dem zweiten und dritten Thoraxganglion. Pro Stadium wurden je zwei Konnektive berücksichtigt. Der Vergrösserungsfaktor betrug 7000.

Die Neurite wurden in vier Klassen eingeteilt (A, B, C, und D); als Mass diente der grösste Axondurchmesser (vgl. PIPA & WOOLEVER, 1965). Die Klassengrenzen lagen bei $1,00\mu$, $0,66\mu$ und $0,33\mu$, d. h. die erste Klasse (A) enthielt Fasern, die $1,00\mu$ oder mehr massen, in der zweiten (B) hatten sie eine Dicke von $1,00$ bis $0,66\mu$ usw. Um bei schief getroffenen Axonen die grösseren Kategorien nicht zu bevorzugen, musste jede Faser, in welcher der kleinste Durchmesser vom grössten um einen Faktor 2 oder mehr abwich, der nächsttieferen Klasse

zugeteilt werden. Schiefe Anschnitte erkennt man zudem sofort an der diffusen Struktur der Mikrotubuli.

Das Konnektiv der Junglarve (L1) enthält knapp 1200 Neurite (Abb. 12). In der Larvalperiode bleibt die Zunahme mit 20% gering, steigt aber während der Metamorphose steil an. Die meisten Axone wurden im Stadium P_4 gezählt, das einen um 130% höheren Wert als die Junglarve aufweist (fast 2700 Einheiten). In der späteren Puppenentwicklung geht die Faserzahl um etwa 13% zurück

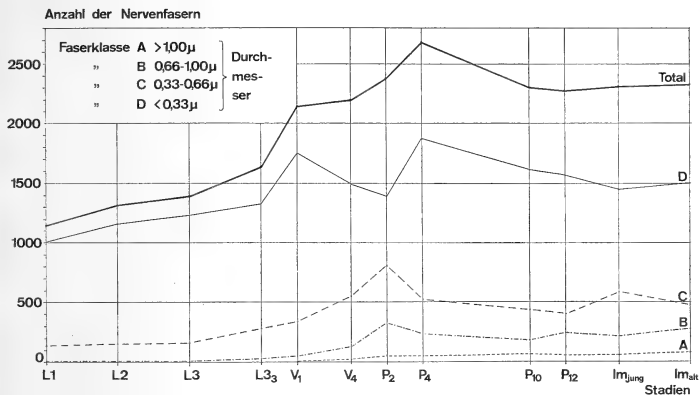


ABB. 12.

Die Anzahl der Axone im Konnektiv zwischen den Thorakalganglien 2 und 3 während der Postembryogenese. Die Nervenfasern sind in vier Grössenklassen eingeteilt. Die Zeitintervalle sind bis zum Stadium $L3_3$ und vom Stadium Im_{jung} an verkürzt.

und erreicht mit 2300 schon vom zehnten Puppentag an ein konstantes Mass.

Die einzelnen Klassen zeigen keine Übereinstimmung mit der Kurve des Fasertotals (Abb. 12). Im kompakten Axongebiet der Junglarve ist erwartungsgemäss die Grössenverteilung einheitlich: Der Kategorie der kleinsten Neurite mit ca. 88% (D) stehen nur etwa 12% Axone der Klasse C gegenüber. Noch grössere Fasern sind unter einem Prozent vertreten. Diese Proportionen bleiben während der Larvalentwicklung trotz des allgemeinen Zuwachses um 20% konstant. Mit dem Metamorphosebeginn verändern sich jedoch die Anteile der einzelnen Klassen. Die Gruppe der kleinsten Axone (D) erreicht im Stadium V_1 zahlenmässig ein erstes Maximum, fällt in der Vorpuppe wieder ab und hat am zweiten Puppentag mit nur 54% ihre geringste relative Verbreitung. Ein zweiter Höhepunkt der Faseranzahl (mit knapp 1900) im Stadium P_4 verhilft ihr wiederum zu einem grösseren Anteil (70%). Bis zur Imago geht dieser Wert nur wenig zurück. Die

Faserklasse C weist zum Teil eine gegenläufige Entwicklung auf. Während der Vorpuppe hat sie einen steilen Anstieg zu verzeichnen, nämlich von 12% auf 31% am zweiten Puppentag (über 800 Einheiten). Einem vorübergehenden Rückgang auf etwa 18% (P_{12}) folgt ein zweites Maximum in der eben geschlüpften Imago (25%). Die nächstgrössere Kategorie (B) zeigt einen ganz ähnlichen Kurvenverlauf. Ihr Höhepunkt liegt wieder im P_2 -Stadium. Die gut 300 Axone machen 13% des Fasertotals aus. Die weitere Entwicklung ist unregelmässig, ändert am Anteil jedoch wenig. Neurite mit einem Hauptdurchmesser von $1,0\ \mu$ und mehr (A) erscheinen erst nach der Defäkation (Stadium V_1). Ihre Anzahl nimmt nur langsam zu. Sie erreicht mit 3% am zehnten Puppentag den endgültigen Wert.

7. DISKUSSION DER ELEKTRONENOPTISCHEN ERGEBNISSE

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen am Konnektiv sollten folgende Punkte klären helfen: 1. Die Art und Weise des Abbaus der larvalen Neurallamelle; 2. Die Bildungsorte der imaginalen Neurallamelle; 3. Das eventuelle Vorhandensein von Axonschlingen oder degenerierenden Axonen; 4. Den Vermehrungsmodus der Nervenfasern; 5. Das für die Verkürzung des Konnektivs verantwortliche Gewebe.

a. Die Neurallamelle

Die Diskussion über den Ersatz der larvalen Neurallamelle hat eine längere Vorgeschichte. Am meisten umstritten war die Rolle, die Blutzellen dabei spielen. STEOPOE & DORNESCO (1935) beobachteten am Seidenspinner einschliesshaltige Hämocyten ("sphères de granules"), welche während der Metamorphose unter die Neurallamelle gelangen. Nach ihrer Ansicht handelt es sich um Energie- und Baustofflieferanten für das stark anwachsende Perineurium. Nach WIGGLESWORTH (1956) sollen bei *Rhodnius* Blutzellen Material für die Bildung der imaginalen Basalmembran und der Muskelscheiden beisteuern. Die Neurallamelle ist nach seiner Auffassung zwar ein Produkt des Perineuriums, doch könnten Hämocyten als Mucopolysaccharidspender daran mitbeteiligt sein. Die neueren Publikationen auf diesem Gebiet, sämtliche an der Wachsmotte *Galleria*, nämlich diejenigen von ASHHURST & RICHARDS (1964 a, b, c), PIPA (1967, 1969) und PIPA & WOOLEVER (1964, 1965), sind sich über den ganzen Fragenkomplex einig. Die licht- und elektronenoptischen Untersuchungen der letztgenannten Autoren beweisen den Phagocytencharakter der Blutzellen eindeutig: Hämocyten dringen in grosser Menge in die degenerierende larvale Neurallamelle ein. Diese enthält bei *Galleria* Kollagenfibrillen einer bestimmten Dicke und Periodizität. Die gleichen Fibrillen lassen sich nach einiger Zeit in den Blutzellen nachweisen. Dass dieser Hämocyteninhalt nicht etwa umgekehrt das Ausgangsmaterial für die imaginale Neurallamelle darstellt, beweist die Tatsache, dass die Phagocyten

verschwinden, bevor die Bildung der neuen Hülle einsetzt. Für das Perineurium als Entstehungsort der definitiven Lamelle sprechen seine spezifische Feinstruktur und seine besonderen histochemischen Eigenschaften (ASHHURST & RICHARDS, 1964 b, c).

Bei *Myrmica* verläuft die Degeneration der larvalen Neurallamelle wesentlich unauffälliger. Das hängt in erster Linie mit der Feinheit dieser Hülle zusammen. Ihre Dicke beträgt nur etwa 10% derjenigen von *Galleria*. Fibrillen fehlen vollständig. Der allseitige enge Kontakt mit Fettkörpergewebe und anderen Organen macht wohl einen besseren Schutz überflüssig. Der enzymatische Abbau erfolgt nach meiner Ansicht zunächst vom Hämocoel her. Die Folge davon ist ein allmähliches Ausfransen des peripheren Lamellenrandes. Erst kurz vor der vollständigen Elimination wirken vermutlich auch Abbauermente vom Perineurium her (PIPA & WOOLEVER, 1965). Veränderungen an der Unterseite sowie die Ablösung der restlichen Neurallamelle als Ganzes sind Hinweise dafür. Vor allem fällt auf, dass Blutphagocyten in der Nachbarschaft des Konnektivs absolut fehlen. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass die weggeschwemmten Lamellenpartikel im Hämocoel von Blutzellen aufgenommen werden. Hämocyten könnten eventuell auch für die Bildung von Kollagenasen verantwortlich sein. Diese Möglichkeit wird von ASHHURST & RICHARDS (1964 c) diskutiert.

Meine eigenen Beobachtungen über den Entstehungsort der imaginalen Neurallamelle stimmen mit den Ansichten der zitierten Autoren vollständig überein. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass das Perineurium der hierfür verantwortliche Zelltyp ist. Die erste Veränderung in seinem Cytoplasma besteht aus einer auffälligen Verdickung, Vakuolisierung und Glykogenansammlung (vgl. ASHHURST & RICHARDS, 1964 c; PIPA & WOOLEVER, 1965). Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine Form der Energiespeicherung. Unmittelbar nach der Elimination der larvalen Neurallamelle verändert sich die Feinstruktur des Perineuriums. Es erhält den Aspekt eines sezernierenden Gewebes: das endoplasmatische Reticulum ist gut ausgebildet, seine Zisternen sind häufig erweitert; Golgi-Apparate erlangen ihre grösste Verbreitung; ebenso gross ist die Zahl der Vesikel, deren Inhalt dieselbe Elektronendichte wie die Lamellenmatrix hat. Alle diese Strukturen verschwinden unmittelbar, nachdem die Hülle fertiggestellt ist. Das Perineurium wird dünn und unscheinbar. Seine Funktion als Schutz- und Stützgewebe behält es jedoch bei. Die ausgedehnten Verzahnungen seiner Fortsätze sprechen für eine hohe mechanische Beanspruchbarkeit. Auch die Neurallamelle ist dicker als vor der Metamorphose und enthält zusätzlich Kollagenfibrillen. Eine stärkere Nervenscheide ist wohl deshalb notwendig, weil die Ganglienkeite in der Imago nicht mehr zwischen Fettkörper eingebettet ist, sondern meist frei im Hämocoel liegt.

Der Ersatz der larvalen Neurallamelle ist meines Wissens bisher in allen daraufhin untersuchten Insektenarten festgestellt worden. Diese Erscheinung

beruht wohl zum Teil auf den Bewegungen der Ganglien. Sie könnte aber auch ein Metamorphosegeschehen ohne direkten Zusammenhang mit diesen Verschiebungen sein. Jedenfalls werden auch Ganglien davon betroffen, deren Grösse sich nicht wesentlich verändert, wie z. B. die Abdominalganglien A_3 bis A_7 .

b. *Das Schicksal der Nervenfasern*

Verschiedene Verfasser haben sich mit dem Schicksal der Neurite während der Konnektivverkürzung befasst. Während SCHWAGER (1971) und HEINERTZ (unpubl.) der Nachweis von Axonschlingen mit dem Lichtmikroskop gelang, untersuchten PIPA & WOOLEVER diese Frage auch elektronenoptisch. Sie beobachteten lichtmikroskopisch zwar aufgewundene Tracheolen und Axonbündel; die ultrastrukturelle Untersuchung im Anschluss daran verlief jedoch negativ. Meine eigene Suche nach diesem Charakteristikum war einzig in einem Stadium, kurz nach dem Beginn der Neurometamorphose erfolgreich. Längs-, schief- und quergetroffene Nervenfasern im gleichen Konnektivquerschnitt, weitab vom nächsten Ganglion, zeigten genau das erwartete zweidimensionale Bild der Axonfalten. Zählungen von Neuriten in verschiedenen Ebenen desselben Konnektivs wichen um fast 10% voneinander ab, ein Hinweis, dass Nervenfasern infolge Schlingenbildung zum Teil doppelt berücksichtigt wurden. In späteren Stadien konnte ich Axonfalten nicht mehr feststellen.

Weder bei *Galleria* noch in unserem Fall wurden je degenerierende Axone oder Axonteile beobachtet. PIPA & WOOLEVER fanden in der jungen Puppe zwar Gewebelücken, konnten aber nicht entscheiden, ob sie auf verschwundene Nervenfasern zurückzuführen seien, oder nur erweiterte Interzellularspalten darstellten. Dass die gefalteten Neurite durch Degeneration eliminiert werden, ist nach meiner Ansicht aus verschiedenen Gründen unwahrscheinlich: Ein Axonstück kann nur dann vollständig aufgelöst werden, wenn kein Bedarf mehr dafür besteht. Dieser Fall könnte auftreten, wenn die Nervenfaser an der Schleifenbasis zusammenwüchse und so den ausgeschalteten Abschnitt überflüssig machte. Die Annahme eines derartigen Vorganges ist jedoch spekulativ. Um eine Degeneration kann es sich aber nicht handeln, wenn die Axonschlingen sukzessive verkürzt werden; eine Degeneration führt stets zu einer vollständigen Auflösung des betreffenden Gewebes. Die bisherigen Resultate lassen tatsächlich vermuten, dass wir es mit einem wenig auffälligen, in kleinen Teilschritten ablaufenden Vorgang zu tun haben. Vielleicht findet gar kein Massenschwund statt. Die Tatsache, dass dickere Axone in der Vorpuppe häufiger werden, könnte ein Hinweis dafür sein.

Möglicherweise ist auch eine auffällige Verkürzung der Axone auf das Neuropilem der Ganglien beschränkt, doch wurden die Vorgänge in dieser Region nicht untersucht. Das Verschwinden der Falten würde dann darauf beruhen, dass die Neurite langsam und ohne sichtbare Spuren ins Ganglion hereingezogen oder gar ins eigene Perikaryon aufgenommen würden.

Ein analoges Problem stellt sich für die Neurite in denjenigen Konnektiven, welche länger werden. Auch hier sind zwei Möglichkeiten denkbar. Sie stellen gewissermassen die Umkehrung der beiden obenerwähnten Hypothesen dar. Für diesen Fall formuliert müssten sie etwa lauten: 1. Die Axone werden gedehnt und verlieren vorerst an Umfang, was sie aber durch Massenzunahme wieder wettmachen; 2. Die Nervenfasern haben — einem Pflanzenspross vergleichbar — "intercalare Wachstumszonen".

c. Wachstum und Vermehrung der Nervenfasern

Eine Gegenüberstellung des Fasertotals von *Myrmica* und *Galleria* zeigt eine gewisse Ähnlichkeit. Die gesamte Axonmenge wächst in beiden Fällen bis zur jungen Puppe an. Später geht sie wieder zurück, bei *Myrmica* um ca. 15% bei *Galleria* gar um 30%. PIPA & WOOLEVER deuteten die Zunahme als Resultat von Doppelzählungen infolge der Schleifenbildung. Der nachträgliche Rückgang wird dadurch plausibel. Meiner Ansicht nach ist jedoch ein Zusammenhang mit der Konnektivverkürzung zu verneinen. Axonschlingen konnten in Vorpuppen- und Puppenstadien nicht mehr nachgewiesen werden. Die Bedeutung des Faserverlustes ist unverständlich. Möglicherweise werden gewisse larvale Nervenfasern im Laufe der Metamorphose sukzessive ersetzt, wodurch bestimmte Organe vorübergehend doppelt innerviert wären. Dagegen spricht allerdings die Tatsache, dass degenerierende Neurite nicht festgestellt werden konnten. Eine Klärung dieser Frage bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Auch ein Vergleich zwischen den Klassenanteilen der beiden Insekten lohnt sich. Am zutreffendsten ist wohl die Gegenüberstellung der 4½-stündigen Puppe von *Galleria* und der zweitägigen von *Myrmica*: abgesehen von der entwicklungs-mässigen Übereinstimmung ist in beiden Fällen die Verkürzung der Konnektive ganz oder doch nahezu beendet. Andere Fixpunkte sind die junge Vorpuppe und ein fortgeschrittenes Puppenstadium. Unsere beiden Vergleichsobjekte stehen in einem starken Gegensatz zueinander. Während bei *Myrmica* in der jungen Puppe die kleinsten Axone die geringste Verbreitung aufweisen, nehmen sie bei *Galleria* zur selben Zeit zahlenmässig enorm zu. PIPA & WOOLEVER vermuteten ein degeneratives Schwinden des Axoplasmas in Zusammenhang mit der Verkürzung der Neurite: "The increase in the ration of smaller to larger axons may reflect a loss of axoplasm, an expected correlate of axon shortening". Für unseren Fall kann ich diese Ansicht nicht bestätigen; bis zum zweiten Puppentag nehmen die grossen Fasern ja ständig zu. Eine mögliche Beziehung zur Verkürzung der Neurite wurde bereits aufgeführt. Zum Teil handelt es sich wohl auch um ein Dickenwachstum der Axone, d. h. die kleinsten Fasern nehmen prozentual zugunsten der mittleren und grösseren ab. Die neuerliche Verschiebung der Anteile nach dem P₂-Stadium kann verschiedene Ursachen haben. Einerseits könnte die Bildung kleinster Axone wieder einsetzen. Andererseits ist möglich, dass die

während der Konnektivverkürzung teilweise passiv verdickten Neurite nun bis zum ursprünglichen Umfang schwinden. Dafür spricht die abrupte Umkehrung der Klassenanteile in der jungen Puppe, wo die Bewegungen der Ganglien endgültig aufgehört haben.

d. Die strukturellen Ursachen der Konnektivverkürzung

Sehr ausführlich hat sich PIPA mit den Ursachen der Konnektivverkürzung auseinandergesetzt. In seinen interessanten experimentellen Arbeiten (1967, 1969) kam er zum Schluss, dass Bewegungen der Glia dafür und somit auch für die Schlingenbildung der Axone verantwortlich seien. Diese Annahme stütze er mit elektronenoptischen Beobachtungen. Im Gegensatz zu *Myrmica* sind die Neurite von *Galleria* bereits in der jungen Vorpuppe von ein- oder mehrfachen Gliafortsätzen umhüllt. Später ziehen sich diese Ausläufer zurück. Es entstehen Bündel "nackter" Axone. Dazwischen liegen weite, ununterbrochene Gliabezirke. Der Autor nahm an, dass diese Veränderungen den gesuchten Gliabewegungen entsprechen.

Das Konnektiv der jungen Vorpuppe von *Myrmica* unterscheidet sich strukturell grundsätzlich von dem des gleichaltrigen Schmetterlings. Die Axone liegen eng aneinander und geben nur hie und da etwas Raum frei für einen Gliafortsatz. Nach der Puppenhäutung hingegen stellt man eine überraschende Ähnlichkeit zwischen den beiden Arten fest. Die weite Ausdehnung des Schwannzellplasmas ist bei *Myrmica* jedoch nur teilweise die Folge von Cytoplasmabewegungen. In der Hauptsache beruht sie auf einer starken Vermehrung des gliösen Zellplasmas. Dennoch besteht kein Anlass, die experimentellen Ermittlungen von PIPA anzuzweifeln. Ob die ultrastrukturellen Veränderungen indessen als Beweis gelten dürfen, ist fraglich.

Eine letzte Frage gilt den Zellbestandteilen, die als kontraktile Elemente fungieren könnten. Aufgrund ihrer Struktur kommt den Mikrotubuli wohl die grösste Wahrscheinlichkeit zu. Während der ganzen Entwicklung sind sie im Schwannzellplasma weit verbreitet. Sie werden gewöhnlich als Teile eines elastischen Cytoskeletts aufgefasst. Eine derartige Aufgabe erfüllen sie beispielsweise in den Axonen. Daneben ist es ziemlich wahrscheinlich, dass sie kontraktile Eigenschaften besitzen und an Cytoplasmabewegungen beteiligt sind (FAWCETT, 1969). In diesem Zusammenhang ist auch die Feststellung von MCINTOSH, HELPER & VAN WIE (zit. in: AMBROSE & EASTY, 1970) interessant, dass während der Anaphase Brücken zwischen den Mikrotubuli der Kernspindel auftreten, ähnlich denjenigen im Muskel zwischen Aktin- und Myosinfilamenten.

Schliesslich wäre zu prüfen, ob nicht auch das Perineurium aktiv an der Verkürzung der Konnektive beteiligt sein könnte. Sein gut ausgebildetes System von Mikrotubuli und die reichen Glykogenvorräte während der Vorpuppe

könnten darauf hindeuten. PIPA schliesst dieses Gewebe nicht von einer Mitwirkung aus.

III. ZUSAMMENFASSUNG

a. *Lichtoptische Ergebnisse*

Die äussere Morphologie der Entwicklungsstadien der Arbeiterinnen von *Myrmica laevinodis* Nyl. wird beschrieben.

Das Bauchmark wächst im Ei stark positiv, während der Larvalperiode hingegen deutlich negativ allometrisch. Die erste, embryonale Entwicklungsphase der Ganglienkette endet erst in Larven mittlerer Grösse. Die durch inäquale Mitosen entstehenden Abkömmlinge der Neuroblasten sind Ganglienmutterzellen, die sich äqual weiter teilen. Das Perineurium wird von den Seitensträngen gebildet.

Die Metamorphose des ZNS und vieler anderer Organe beginnt 4 Tage vor der Defäkation. In der Vorpuppe wandern die beiden ersten Abdominalganglien nach vorn und verschmelzen nacheinander mit dem Metathorakalganglion. Zusätzlich zeigen alle Thorakalganglien ein positiv allometrisches Wachstum, das auf Zellvermehrung beruht. Der bisher gleichmässige Abstand der Ganglien voneinander nimmt an gewissen Stellen zu, an anderen ab.

Etwa 90% aller embryonalen Neuroblasten bleiben bis zur Metamorphose erhalten. Ihr Kernvolumen nimmt in der Larve um 100-150% zu, sinkt aber während der Metamorphose wieder sukzessive ab. Parallel zu diesem Rückgang teilen sich die Neuroblasten mehr und mehr äqual und werden schliesslich zu Ganglienzellen. Gleichzeitig wachsen die Kerne der übrigen Ganglienzellen heran.

b. *Elektronenoptische Ergebnisse.*

Die Postembryogenese des sich während der Metamorphose verkürzenden Konnektivs zwischen Meso- und Metathorakalganglion wird beschrieben.

Der Abbau der larvalen Neurallamelle erfolgt ohne unmittelbare Beteiligung von Blutphagocyten. Die imaginale Neurallamelle wird vom Perineurium gebildet. Nach ihrer Fertigstellung verliert dieses das Aussehen eines sezernierenden Gewebes und wird unscheinbar. Die imaginale Neurallamelle enthält Kollagenfibrillen mit einer Makroperiode von 220 Å.

Ein Fall von Axonschlingen in dem sich verkürzenden Konnektiv wird beschrieben. Das Strecken dieser Schlaufen beruht nicht auf Degeneration dieser Abschnitte, sondern auf einer unauffälligen, in kleinen Teilschritten ablaufenden Reduktion der Axonlänge.

Die Gesamtzahl der Axone wird von der frischgeschlüpften Larve bis zur jungen Puppe mehr als verdoppelt. Der Anteil der mittelgrossen Nervenfasern nimmt während der Metamorphose stark zu, geht aber in der Puppenperiode

wieder zurück. Verschiedene Möglichkeiten für diese Entwicklung werden diskutiert. Weitere Erörterungen gelten der strukturellen Basis der Konnektivverkürzung.

IV. SUMMARY

a. *Light microscopic results*

The external morphology of the developmental stages of the worker caste of *Myrmica levinodis* Nyl. has been described.

In the embryo the ventral nerve cord grows with positive allometry, during the larval period with clearly negative allometry. The first, embryonic phase of development lasts up to the half grown larva. The descendants of the neuroblasts, which are produced by unequal mitoses, are ganglion mother cells. Further on these divide equally. The perineurium is formed by the lateral strands.

The metamorphosis of the CNS and of many other organs begins 4 days before the defecation. In the prepupa the first two abdominal ganglions move forward and fuse one after the other with the metathoracic ganglion. Additionally all thoracic ganglions show a positive allometric growth, which depends on cellular multiplication. The distance between the ganglions, which was uniform until now, increases in certain places and decreases in others.

About 90% of all embryonic neuroblasts are preserved until metamorphosis. In the larva their nuclear volume increases by 100%-150%. During metamorphosis it decreases again gradually and the neuroblasts divide more and more equally. Finally they become ganglion cells. At the same time the nuclei of the remaining ganglion cells get larger.

b. *Electron microscopic results*

The postembryonic development of the connective between meso- and metathoracic ganglion, shortening during metamorphosis, has been described.

The larval neural lamella degenerates without direct participation of blood phagocytes. The imaginal neural lamella is formed by the perineurium. After its completion the latter does no longer look like a secreting tissue and gets insignificant. The imaginal neural lamella contains collagen fibrils with a main periodicity of 220 Å.

One case of axon loops in the shortening connective has been described. The straightening of these loops does not depend on a degeneration of these parts, but on a gradual reduction of the axon length.

From the newly hatched larva up to the young pupa the total number of axons increases more than twofold. Median sized nerve fibres are multiplied enormously during metamorphosis, but are reduced again during the pupal period. Various causes, which may be responsible for this development, are

discussed. Further discussions concern the structural basis of the shortening of the connective.

V. RÉSUMÉ

a. *Microscopie à lumière*

On a décrit la morphologie extérieure des stades du développement des ouvrières de *Myrmica laevinodis* Nyl.

La chaîne nerveuse montre un agrandissement allométrique fortement positif dans l'embryon; pendant la période larvaire, l'allométrie est nettement négative. Le développement embryonnaire de la chaîne nerveuse ne se termine que dans les larves d'âge moyen. Les descendants des neuroblastes sont des « Gangliennutterzellen » et résultent de mitoses inégales. Ils se divisent ensuite en deux moitiés égales. Le périneurium est formé par les cordes latérales.

La métamorphose du SNC et de beaucoup d'autres organes commence 4 jours avant la défécation. Dans la préchrysalide les deux premiers des ganglions abdominaux se déplacent en avant et fusionnent l'un après l'autre avec le ganglion métathoracique. Tous les ganglions thoraciques montrent un agrandissement allométrique positif, qui dépend d'une multiplication cellulaire. La distance entre les ganglions — égale jusqu'à présent — augmente dans certaines régions et diminue dans des autres.

Environ 90% de tous les neuroblastes embryonnaires persistent jusqu'à la métamorphose. Dans la larve leur volume nucléaire augmente de 100%-150%. Celui-ci diminue de nouveau pendant la métamorphose, et les neuroblastes se divisent de plus en plus en moitiés égales. Finalement, ils deviennent des cellules ganglionnaires. En même temps les noyaux des cellules ganglionnaires restantes se développent.

b. *Microscopie électronique*

On a décrit le développement postembryonnaire du connectif entre les ganglions meso- et métathoraciques raccourcissant pendant la métamorphose.

La lamelle neurale larvale dégénère sans participation directe de phagocytes sanguins. La lamelle neurale imaginale est formée par le périneurium. Après son achèvement, ce dernier perd l'air d'un tissu sécrétant et devient simple. La lamelle imaginale contient des fibrilles de collagène avec une périodicité principale de 220 Å.

On a décrit un cas d'axons tordus au cours du raccourcissement du connectif. L'extension de ces boucles ne dépend pas d'une dégénération de ces parties, mais d'une réduction graduelle et peu apparente de la longueur des axons.

De la larve justement sortie de l'œuf jusqu'à la jeune chrysalide le nombre total des axons est multiplié de plus de 100%. La part des fibres moyennes aug-

mente beaucoup pendant la métamorphose, mais est de nouveau réduite au cours du stade de la chrysalide. Plusieurs possibilités de ce développement sont discutées. D'autres discussions sont consacrées à la base structurelle du raccourcissement des connectifs.

VI. LITERATUR

- AMBROSE, E. A. & D. M. EASTY. 1970. Cell Biology. *Nelson, London*.
- ASHHURST, D. E. & A. G. RICHARDS. 1964a. A study of the changes occurring in the connective tissue associated with the central nervous system during the pupal stage of the wax moth, *Galleria mellonella* L. *J. Morph.* 114: 225-236.
- ASHHURST, D. E. & A. G. RICHARDS. 1964b. The histochemistry of the connective tissue associated with the central nervous system of the pupa of the wax moth, *Galleria mellonella* L. *J. Morph.* 114: 237-246.
- ASHHURST, D. E. & A. G. RICHARDS. 1964c. Some histochemical observations on the blood cells of the wax moth, *Galleria mellonella* L. *J. Morph.* 114: 247-254.
- BACCETTI, B. 1961. Indagini comparative sulla ultrastruttura della fibrilla collagene nei diversi ordini degli insetti. *Redia* 46: 1-7.
- BADEN, V. 1936. Embryology of the nervous system in the grasshopper, *Melanoplus differentialis*. *J. Morph.* 60: 159-190.
- BAUER, V. 1904. Zur innern Metamorphose des Centralnervensystems der Insecten. *Zool. Jb., Anat.* 20: 123-152.
- BERNARD, F. 1968. Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Masson, Paris*.
- BESSERER, S. 1956. Das Wachstum der Speicheldrüsen- und Epidermiskerne in der Larvenentwicklung von *Chironomus*. *Biol. Zbl.* 75: 205-226.
- BOTT, H. R. 1928. Beiträge zur Kenntnis von *Gyrinus natator substriatus*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 10: 207-306.
- BRIAN, M. V. 1954. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 1. The growth of queens and males. *Insectes soc.* 1: 101-122.
- BRIAN, M. V. 1955. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 2. The growth of workers and intercastes. *Insectes Soc.* 2: 1-31.
- BULLOCK, T. H. & G. A. HORRIDGE. 1965. Structure and function in the nervous system of invertebrates, vol. I & II. *Freeman, San Francisco and London*.
- BUSER, S. 1971. Untersuchungen zur Regenerationsfähigkeit bei *Antheraea polyphemus* (Lepidoptera). *Revue suisse Zool.* 78: 321-366.
- FAWCETT, D. W. 1969. Die Zelle. Ein Atlas der Ultrastruktur. *Urban & Schwarzenberg, München, Berlin, Wien*.
- GILULA, N. B., D. BRANTON & P. SATIR. 1970. The septate junction: A structural basis for intercellular coupling. *Proc. natur. Acad. Sci. U.S.A.* 67: 213-220.
- GYMER, A. & J. S. EDWARDS. 1967. The development of the insect nervous system. I. An analysis of postembryonic growth in the terminal ganglion of *Acheta domesticus*. *J. Morph.* 123: 191-198.
- HECKER, H., P. A. DIEHL & A. AESCHLIMANN. 1969. Recherches sur l'ultrastructure et l'histochimie de l'organe coxal d'*Ornithodoros moubata* (Murray) (Ixodoidea; Argasidae). *Acta trop.* 26: 346-360.

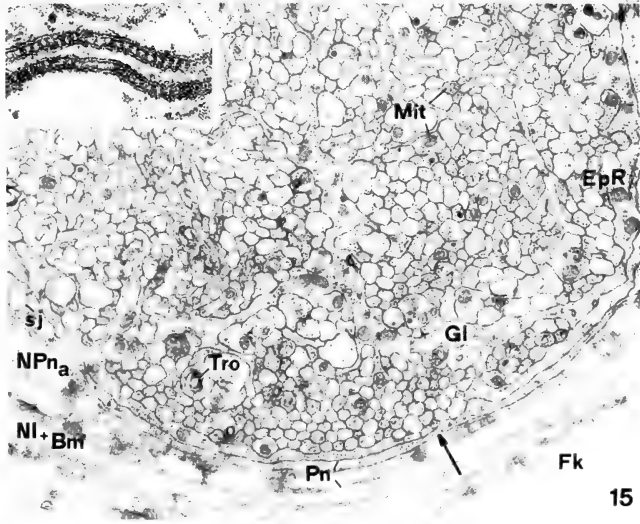
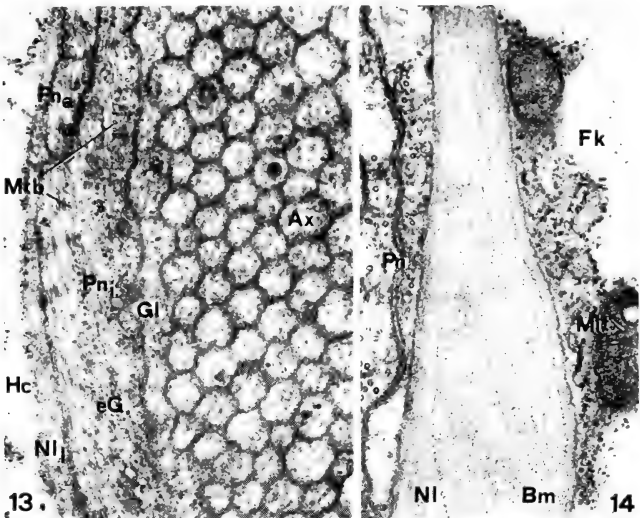
- HESS, A. 1958. The fine structure of nerve cells and fibers, neuroglia and sheaths of the ganglion chain of the cockroach (*Periplaneta americana*). *J. biophys. biochem. Cytol.* 4: 731-742.
- HESS, A. 1960. The fine structure of degenerating nerve fibers, their sheaths and their terminations in the central nerve cord of the cockroach (*Periplaneta americana*). *J. biophys. biochem. Cytol.* 7: 339-344.
- HEYWOOD, R. B. 1965. Changes occurring in the central nervous system of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera) during metamorphosis. *J. Insect. Physiol.* 11: 413-430.
- JANET, CH. 1904. Observations sur les fourmis. *Ducourtieux & Gout, Limoges*.
- JONES, J. C. 1962. Current concepts concerning insect hemocytes. *Am. Zool.* 2: 209-246.
- KRAMER, U. 1959. Die Kerngrößenverhältnisse in der Larvenentwicklung verschiedener Kasten bei Formiciden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 48: 169-208.
- LAMPARTER, H. E. 1966. Die strukturelle Organisation des Prothorakalganglions bei der Waldameise (*Formica lugubris* Zett.). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 74: 198-231.
- LAMPARTER, H. E., K. AKERT & C. SANDRI. 1967. Waller'sche Degeneration im Zentralnervensystem der Ameise. Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Prothorakalganglion von *Formica lugubris* Zett. *Schweizer Arch. Neurol. Neurochir. Psychiat.* 100: 338-354.
- LUFT, J. H. 1961. Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. biophys. biochem. Cytol.* 9: 409-414.
- MADDRELL, S. H. & J. E. TREHERNE. 1967. The ultrastructure of the perineurium in two insect species, *Carausius morosus* and *Periplaneta americana*. *J. Cell Sci.* 2: 119-128.
- MALZACHER, P. 1968. Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten. Untersuchungen an *Carausius morosus* und *Periplaneta americana*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 62: 103-161.
- MARKL, H. 1966. Peripheres Nervensystem und Muskulatur im Thorax der Arbeiterin von *Apis mellifica* L., *Formica polyctena* Foerst. und *Vespa vulgaris* und der Grundplan der Innervierung des Insektenthorax. *Zool. Jb., Anat.* 3, 107-184.
- MICHELS, H. 1880. Das Nervensystem von *Oryctes nasicornis* im Larven-, Puppen- und Käferzustand. *Z. wiss. Zool.* 34: 641-702.
- NEWPORT, G. 1832. On the nervous system of *Sphinx ligustri* L. and the changes which it undergoes during a part of metamorphosis of the insect. *Phil. Trans. R. Soc.* 122: 383-398.
- NEWPORT, G. 1834. On the nervous system of the *Sphinx ligustri* L. during later stages of its pupa and its imago state; and on the means by which its development is effected. *Phil. Trans. R. Soc.* 124: 389-418.
- NITSCHMANN, J. 1959. Die Entwicklung des Darmkanals bei *Myrmica ruginodis* Nyl. (Hym. Formicidae). *Dt. ent. Z. N.F.* 6: 453-463.
- NORDLANDER, R. H. & J. S. EDWARDS. 1968. Morphological cell death in the post-embryonic development of the insect optic lobes. *Nature, Lond.* 278: 780-781.
- NORDLANDER, R. H. & J. S. EDWARDS. 1970. Postembryonic brain development in the monarch butterfly, *Danaus plexippus plexippus* L. III. Morphogenesis of centers other than the optic lobes. *Wilhelm Roux Arch. Entw-Mech. Org.* 164: 247-260.

- PANOV, A. A. 1963. The origin and fate of neuroblasts, neurons, and neuroglial cells in the CNS of the Chinese silkmoth, *Antheraea pernyi* Guer. *Revue Ent. URSS* 42: 337-350.
- PIPA, R. L. 1967. Insect neurometamorphosis. III. Nerve cord shortening in a moth, *Galleria mellonella* (L.), may be accomplished by humoral potentiation of neuroglial motility. *J. exp. Zool.* 164:47-60.
- PIPA, R. L. 1969. Insect neurometamorphosis. IV. Effects of the brain and synthetic α -Ecdysone upon interganglionic connective shortening in *Galleria mellonella* (L.) (Lepidoptera). *J. exp. Zool.* 170: 181-192.
- PIPA, R. L. & P. S. WOOLEVER. 1964. Insect neurometamorphosis. I. Histological changes during ventral nerve cord shortening in *Galleria mellonella* (L.) (Lepidoptera). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 63: 405-417.
- PIPA, R. L. & P. S. WOOLEVER. 1965. Insect neurometamorphosis. II. The fine structure of perineurial connective tissue, adipohemocytes, and the shortening ventral nerve cord of a moth, *Galleria mellonella* (L.). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 68: 80-101.
- REHBERG, S. 1966. Über den Feinbau der Abdominalganglien von *Leucophaea maderae*, mit besonderer Berücksichtigung der Transportwege in den Organellen des Stoffwechsels. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 72: 379-389.
- REYNOLDS, E. S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 17: 208-212.
- RISLER, H. 1954. Die somatische Polyploidie in der Entwicklung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) und die Wiederherstellung der Polyploidie bei den Drohnen. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 41: 1-78.
- SANCHEZ, D. 1923. L'histolyse dans les centres nerveux des insectes. *Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madr.* 21: 385-422.
- SCHRADER, K. 1938. Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller nebst einigen Bemerkungen über das Corpus allatum, *Biol. Zbl.* 58: 52-90.
- SCHWAGER, M. 1970. Untersuchungen über die Entwicklung des thorakalen Nerven-Muskel-Systems bei *Apis mellifica* L. (Hymenoptera). *Revue suisse Zool.* 77: 807-849.
- SMITH, D. S. & J. E. TREHERNE. 1963. Functional aspects of the organization of the insect nervous system. In: J. W. BEAMENT, J. E. TREHERNE & V. B. WIGGLESWORTH, eds., *Advances in insect physiology*, vol. I, p. 401-484. *Academic Press, New York & London.*
- SPRINGER, CH. A. 1967. Embryology of the thoracic and abdominal ganglia of the large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. *J. Morph.* 122: 1-18.
- STEOPOE, J. & G. DORNESCO. 1935. Etudes sur le système nerveux des insectes pendant la métamorphose. La gaine périganglionnaire. *Archs. Zool. exp. gén.* 78: 99-112.
- STRINDBERG, H. 1913. Embryologische Studien an Insekten. *Z. wiss. Zool.* 106: 1-227.
- TIEGS, O. W. & F. V. MURRAY. 1938. The embryonic development of *Calandra oryzae*. *Q. Jl. microsc. Sci.* 80: 159-271.
- TRUJILLO-CENOZ, O. 1962. Some aspects of the structural organization of the arthropod ganglia. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 56: 649-682.

- ULLMANN, S. L. 1967. The development of the nervous system and other ectodermal derivatives in *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). *Phil. Trans. R. Soc. B.* 252 : 1-25.
- UMBACH, W. 1934. Entwicklung und Bau des Komplexauges der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller nebst einigen Bemerkungen über die Entwicklung der optischen Ganglien. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 28: 561-594.
- VIALLANES, M. H. 1882. Recherches sur l'histologie des insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux. *Annls. Sci. nat., Zool.*, 14: 1-348.
- WEISMANN, A. 1864. Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* (*domestica*) und *Sarcophaga carnaria*. *Z. wiss. Zool.* 14: 187-336.
- WHEELER, W. M. 1891. Neuroblasts in the arthropods embryo. *J. Morph.* 4: 337-343.
- WHEELER, W. M. 1893. A contribution to insect embryology. *J. Morph.* 8: 1-160.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1956. The haemocytes and connective tissue formation in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Q. Jl. microsc. Sci.* 97: 89-98.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1959. The histology of the nervous system of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). II. The central ganglia. *Q. Jl. microsc. Sci.* 100: 299-313.

Adresse de l'auteur :

Zoologisches Institut der Universität
Rheinsprung 9
CH-4051 Basel



Ax	Axon	Mtb	Mikrotubuli
Ax _l	längsgetroffenes Axon	NGI	Gliakern
Ax _q	quergetroffenes Axon	Nl _i	imaginale Neurallamelle
Ax _s	schiefgetroffenes Axon	Nl _l	larvale Neurallamelle
Bm	Basalmembran	NPn	Perineuriumkern
Cyp	Cytoplasma	NPn _a	Kern des äusseren Perineuriums
De	Desmosom	NPn _i	Kern des inneren Perineuriums
deg	degenerierend	Pn	Perineurium
eG	elektronendichte Grana	Pn _a	Perineurium (äussere Schicht)
EpR	Endoplasmatisches Reticulum	Pn _i	Perineurium (innere Schicht)
Fib	Fibrillen	PNl	Neurallamellenpartikel
Fk	Fettkörper	Se	Sekretion
Gl	Gliazelle	sj	„septate junctions“
Gly	Glykogen	Tr	Trachee
Go	Golgi-Apparat	Tri	trichterförmige Mündung
Hc	Hämocoel	Tro	Tracheole
Isp	Interzellularspalte	Vak	Vakuole
Mit	Mitochondrien		

TAFEL I

ABB. 13.

1 mm-Larve (L1). Randzone des Konnektivs mit Neurallamelle, doppelschichtigem Perineurium, Gliafortsatz und Axonbereich. Die innere Schicht des Perineuriums hat Kontakt mit der Neurallamelle. Die Mikrotubuli im Perineurium verlaufen in den zentral gelegenen Bezirken ungefähr parallel zur Konnektivachse, an der Peripherie in rechten Winkel dazu. Die Nervenfasern zeigen eine hexagonale Anordnung. Glia- (bzw. Schwann'sche Zell-)fortsätze dringen nicht in den Axonbereich ein. $\times 27\,000$.

ABB. 14.

2 mm-Larve (L2). Neurallamelle in engem Kontakt mit der Basalmembran des Fettkörpers. Die Dicke dieses Bindegewebes kann auf $0,6\,\mu$ anwachsen. Man beachte die durch unterschiedliche Dichte des Lamellenmaterials bedingte Schichtung. Die Streifen laufen meist parallel zur Organoberfläche. Ihr mittlerer Abstand beträgt $600\,\text{\AA}$. $\times 36\,000$.

ABB. 15.

2 mm-Larve (L2). Die Neurallamelle hängt mit der Basalmembran des Fettkörpers zusammen. Die Fortsätze des inneren Perineuriums sind durch „septate junctions“ verbunden. Der Axonbereich wird von Gliaausläufern durchzogen. Die Neurite enthalten Mitochondrien von verschiedenem Durchmesser. Axone treten gelegentlich in direkten Kontakt mit dem Perineurium (Pfeil). $\times 12\,000$.

Inset: „Septate junctions“ zwischen Perineurialfortsätzen der inneren Schicht. Die beiden Zellmembranen haben einen konstanten Abstand von $260\,\text{\AA}$, die „septate junctions“ einen solchen von ca. $210\,\text{\AA}$. $\times 72\,000$.

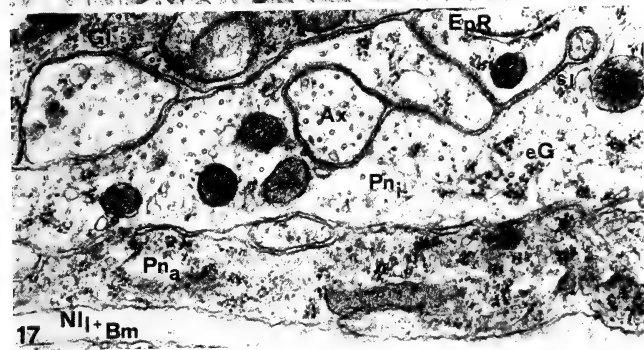
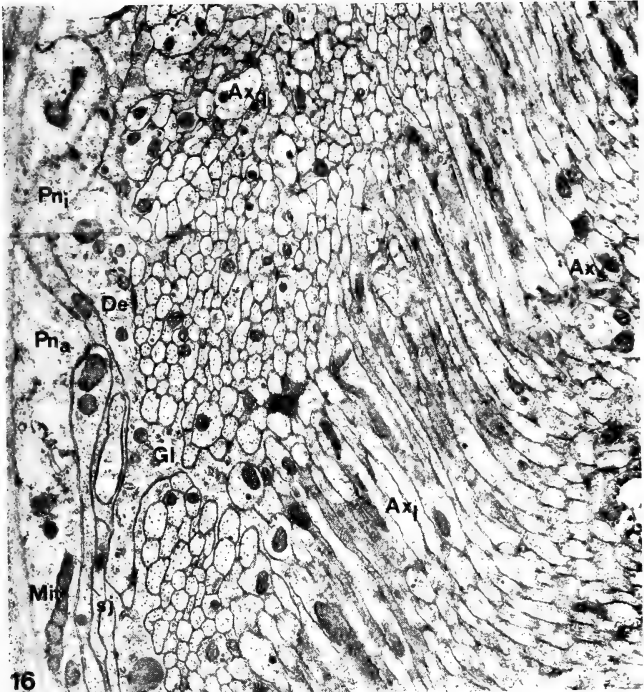
TAFEL II

ABB. 16.

Larvenstadium L3_{1/2}. Längs-, schiefe- und quergetroffene Nervenfasern im gleichen Schnitt beweisen das Vorhandensein von Axonschlingen. Diese sind aus vielen einzelnen Neuriten mit ähnlichem Verlauf zusammengesetzt. Die Membranen benachbarter Gliafortsätze weisen Desmosomen (Maculae adhaerentes) auf. Im Perineurium ein Mitochondrium in der Ausdifferenzierung? $\times 12\,000$.

ABB. 17.

Larvenstadium L3₃. Perineurium mit eingeschlossenen Axonen in der inneren Schicht. „Septate junctions“ treten nur auf, wenn beide Membranen dem Perineurium angehören; zwischen Axon und Perineurium existiert keine vergleichbare Struktur. $\times 33\,000$.



TAFEL III

ABB. 18.

Zweiter Vorpuppentag (V_2). Infolge Veränderungen der Konnektivoberfläche ist die Neurallamelle wulstartig zusammengeschoben. Das Cytoplasma der äusseren, bereits verdickten Schicht des Perineuriums enthält zahlreiche Mitochondrien, Vakuolen und endoplasmatisches Reticulum. Der Interzellularspalt zwischen den beiden Schichten ist oft erweitert. $\times 12\ 000$.

ABB. 19.

Dritter Vorpuppentag (V_3). Die Dicke der Neurallamelle verringert sich. Die abgelösten Lamellenpartikel werden an geschützten Stellen vom Blutstrom weniger rasch weggetragen. Im Schwannschen Zellplasma endoplasmatisches Reticulum und ein Golgi-Apparat. $\times 12\ 000$.

ABB. 20.

Dritter Vorpuppentag (V_3). Axo-axonische (*) und glia-axonische Verbindungsstellen (Pfeil). Die beiden Membranen vereinigen sich am Rand der Lücke deutlich. $\times 27\ 000$.

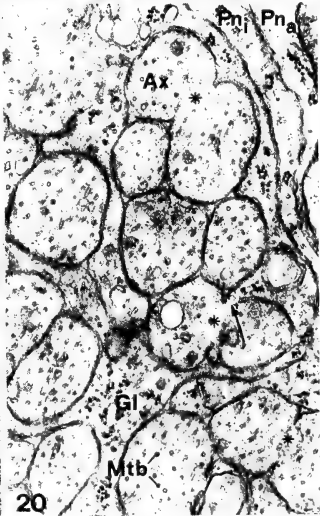
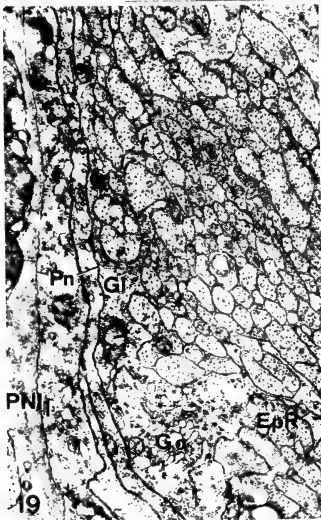
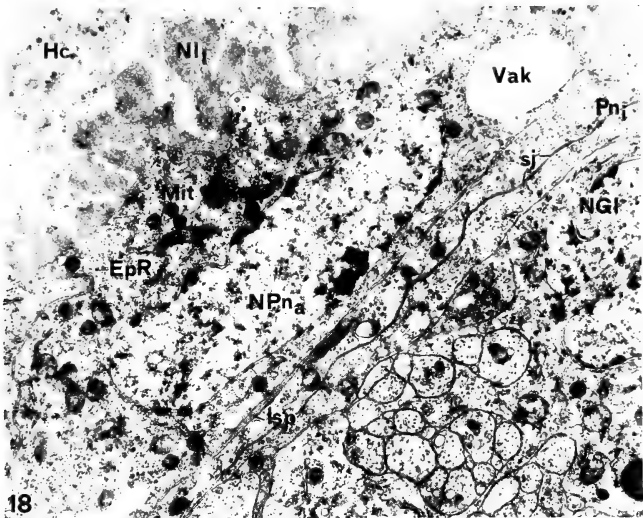
TAFEL IV

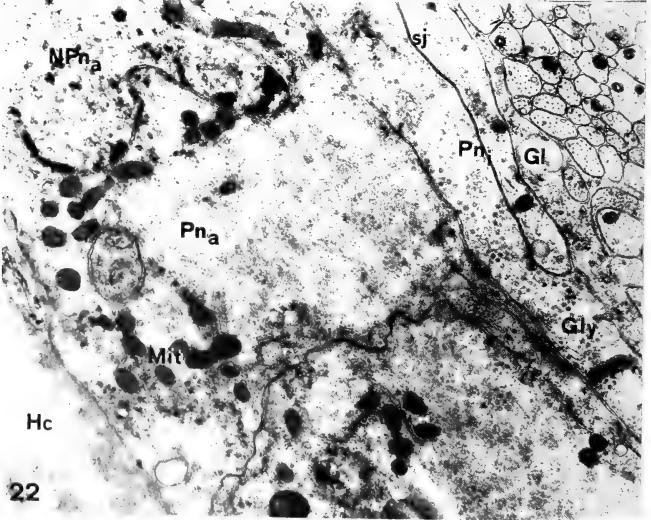
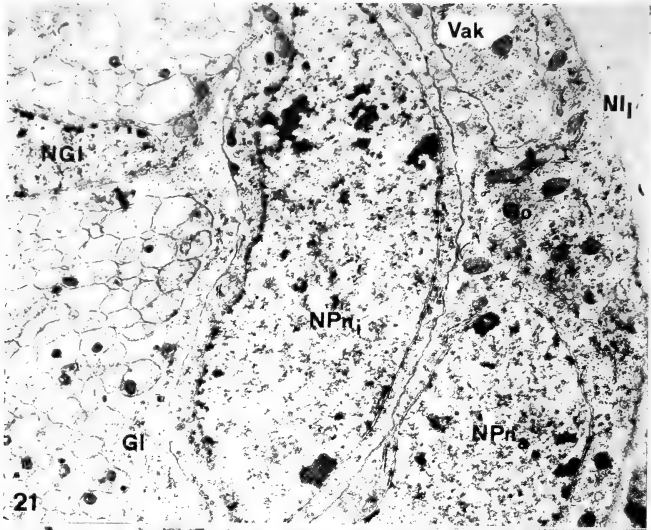
ABB. 21.

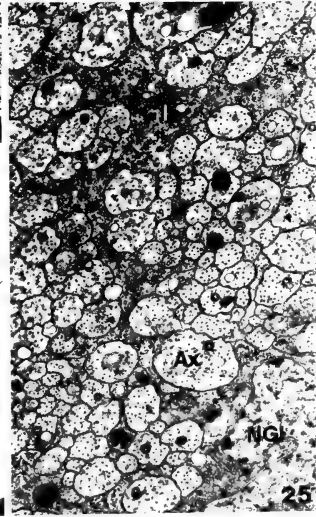
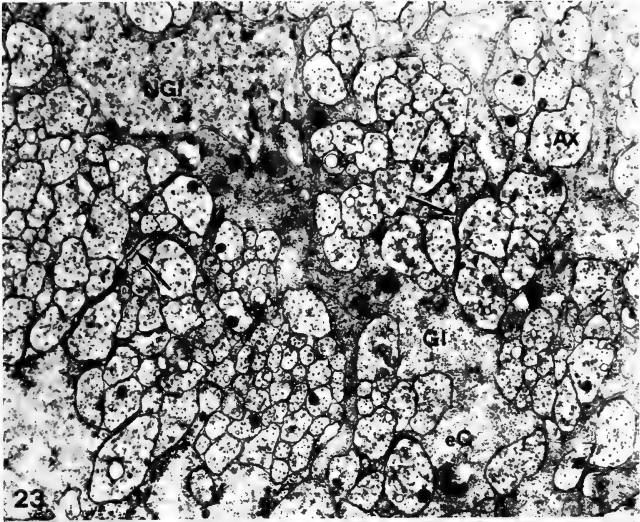
Vierter Vorpuppentag (V_4). Die Neurallamelle hat noch eine Dicke von etwa $0,05\ \mu$. Im Perineurium liegen zwei Riesenkerne. Die Kerne der Schwann'schen Zellen befinden sich nun zum Teil im Innern des Faserbereichs. $\times 12\ 000$.

ABB. 22.

Vierter Vorpuppentag (V_4). Die äussere Schicht des Perineuriums ist stark erweitert. Grosse Cytoplasmabereiche beider Schichten sind organellenarm. Stattdessen enthalten sie enorme Mengen dichtgepackter Glykogengrana. $\times 12\ 000$.







TAFEL V

ABB. 23.

Erster Puppentag (P_1). Der Axonbereich enthält ausgedehnte Gliaräume, die mit feinen, dichtgepackten Granula ausgefüllt sind. Man beachte die schmalen, langgezogenen Fortsätze der Schwann'schen Zellen (Pfeile). $\times 12\ 000$.

ABB. 24.

Erster Puppentag (P_1). Die Reste der larvalen Neurallamelle lösen sich als Ganzes ab. Dabei werden sie stellenweise übereinandergeschoben. Die abgelöste Lamelle zeichnet sich durch eine stärker elektronendichte Mittellinie aus, die beidseitig von lockerem Material begleitet wird. Die Verdickung des Perineuriums geht zurück. $\times 12\ 000$.

ABB. 25.

Zweiter Puppentag (P_2). Ausschnitt aus dem Axonbereich. Obwohl der Flächenanteil der Schwann'schen Zellen zurückgegangen ist, bleibt die intensive Gliaversorgung der Axone erhalten. $\times 12\ 000$.

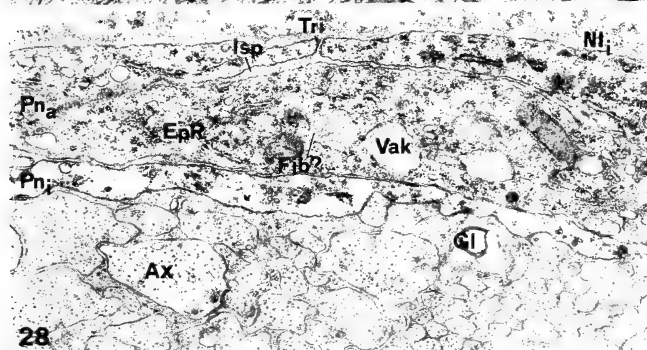
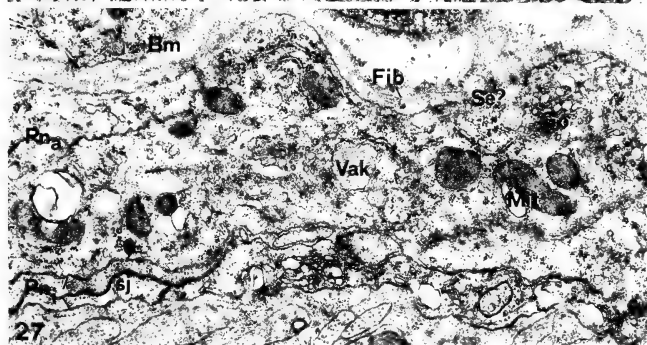
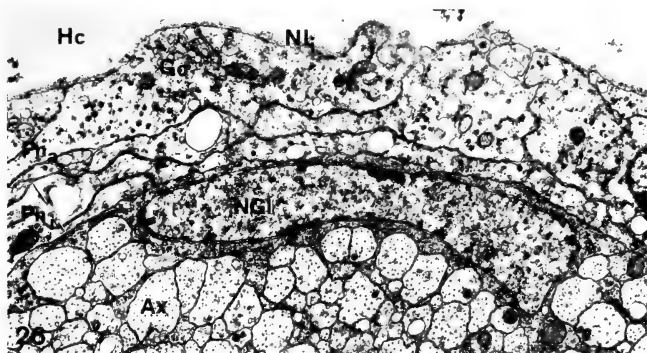
TAFEL VI

ABB. 26.

Zweiter Puppentag (P_2). Das Konnektiv ist von der noch feinen imaginalen Neurallamelle bedeckt. Das Cytoplasma des äusseren Perineuriums hat nur eine geringe Ausdehnung an der Oberfläche des Nervensystems. $\times 12\ 000$.

ABB. 27 und 28.

Zehnter Puppentag (P_{10}). Die imaginale Neurallamelle hat an Dicke zugenommen. Man erkennt darin kollagenartige Fibrillen. Das Perineurium enthält ein ausgedehntes System von endoplasmatischem Reticulum mit teilweise erweiterten Zisternen, Golgi-Komplexe und Vakuolen, deren Inhalt die gleiche Struktur wie die Matrix der Neurallamelle aufweist. In günstigen Fällen lassen sich darin fibrillenähnliche Linien identifizieren. Der Interzellularspalt ist oft verbreitert und mit demselben matrixartigen Material angefüllt. Die Axone divergieren stark in Form und Grösse. $\times 15\ 000$.



TAFEL VII

ABB. 29.

Frischgeschlüpfte Imago (Im_j). Die Neurallamelle enthält Kollagenfibrillen, die parallel zur Konnektivoberfläche orientiert sind. Das Perineurium hat an Umfang eingebüsst. Seine Fortsätze greifen vielfach ineinander ein, wodurch ein ausgedehntes System von Doppelmembranen entsteht. Diese werden durch „septate junctions“ zusammengehalten. Die grösseren Axone haben eine eigene Gliahülle. $\times 36\,000$.

Inset: Kollagenähnliche Fibrillen aus der imaginalen Neurallamelle mit einem Durchmesser von etwa 250 \AA und einer Makroperiodizität von ca. 220 \AA .
 $\times 100\,000$.

ABB. 30.

Frischgeschlüpfte Imago (Im_j). Degenerierende Gliazelle mit grosser Vakuole. Das Axoplasma ist von Faser zu Faser unterschiedlich elektronendicht. $\times 12\,000$.

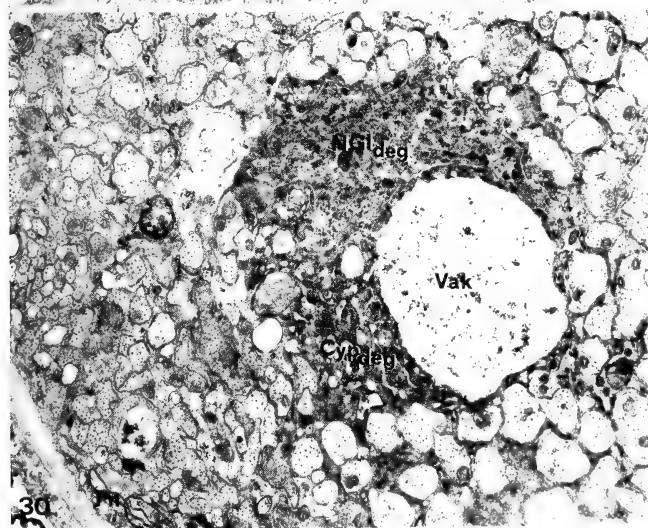
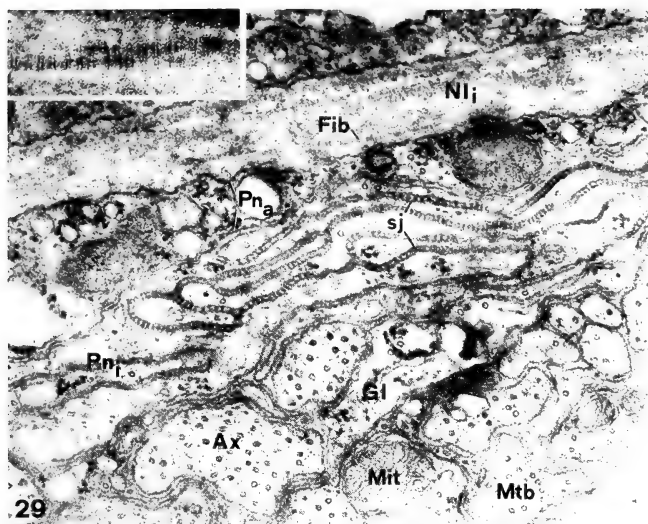
TAFEL VIII

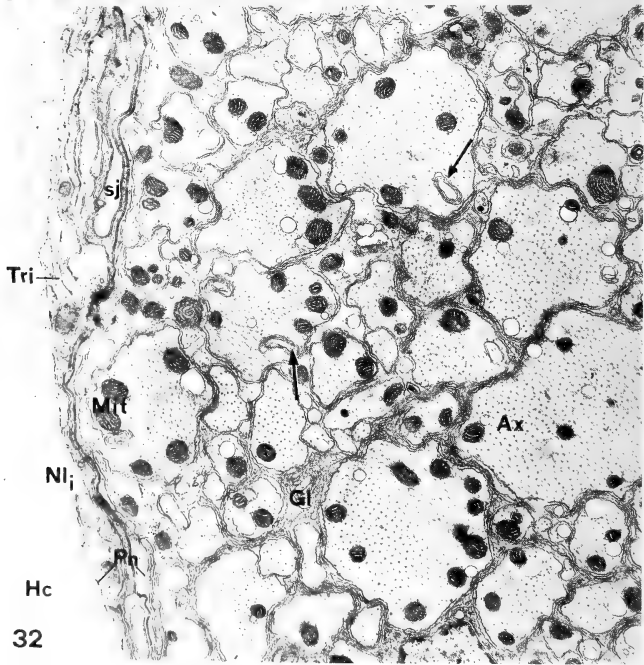
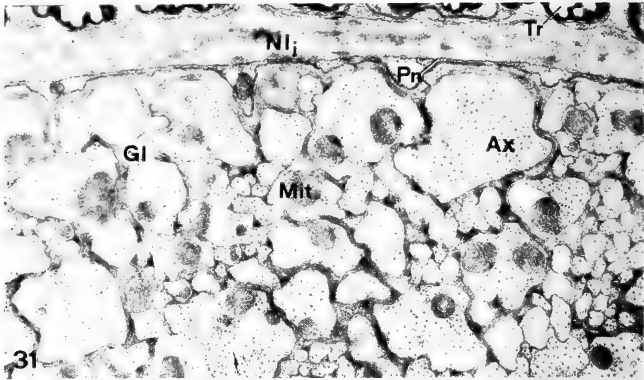
ABB. 31.

Ältere Imago (Im_a). Das Perineurium besteht aus einer äusserst feinen Doppelschicht. Sein Cytoplasma enthält nur noch wenige Organellen. Auch die Schwann'schen Zellfortsätze haben an Dicke verloren. Die kleinsten Axone liegen in Gruppen zusammen, während mittelgrosse eine spezielle Anordnung vermissen lassen. Nur wenige, meist kleinere Fasern besitzen keine eigene Gliahülle. Man beachte die unterschiedlichen Mitochondriendurchmesser. $\times 15\,000$.

ABB. 32.

Ältere Imago (Im_a). Konnektivzone mit grossen Axonen. Die Gliascheiden bestehen häufig aus mehreren Fortsätzen. Zum Teil stülpen sich die Membranen dieser Ausläufer ins Axoplasma ein (Pfeile). Die Mitochondrien der Axone liegen bevorzugt an der Peripherie. $\times 12\,000$.





PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^{ie}, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches

Fr. 300.—

COLLEMBOLLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

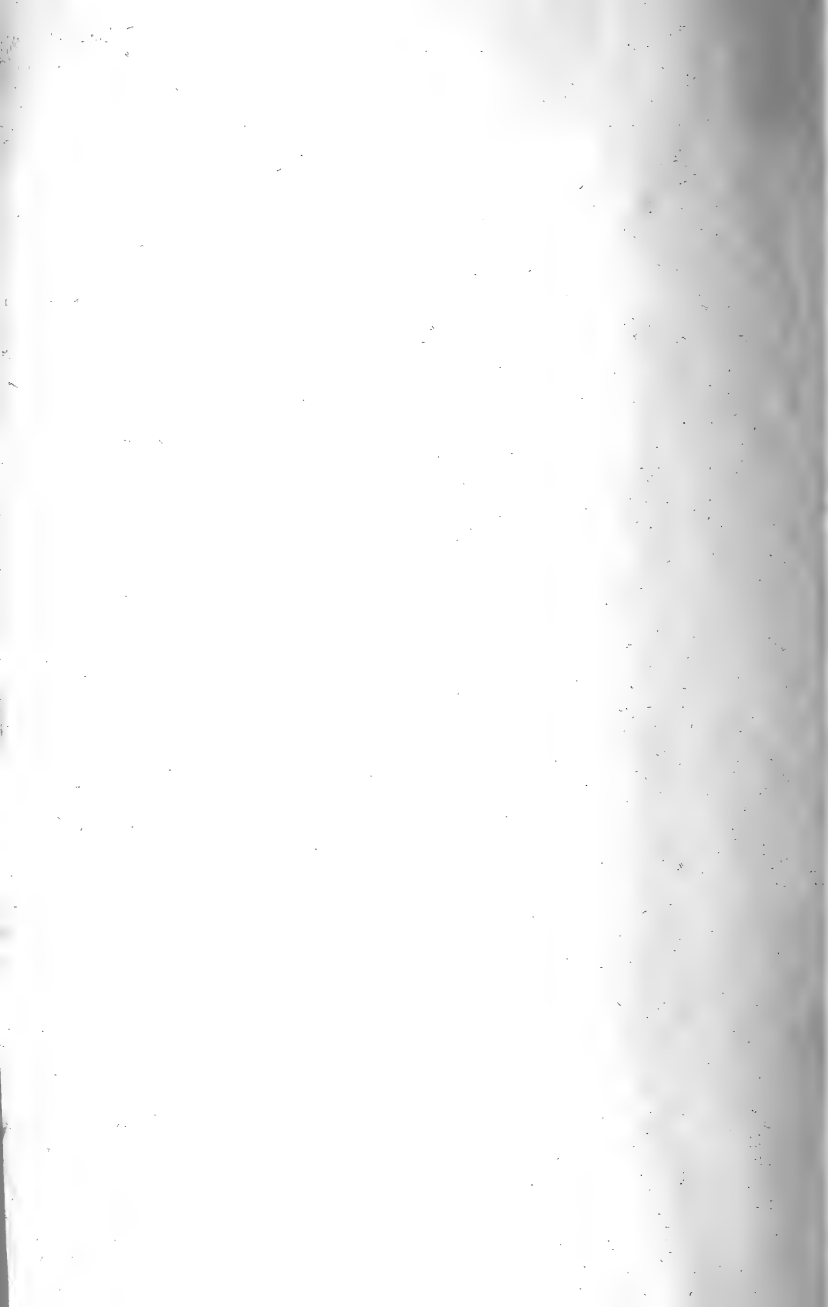
312 Seiten, 554 Abbildungen

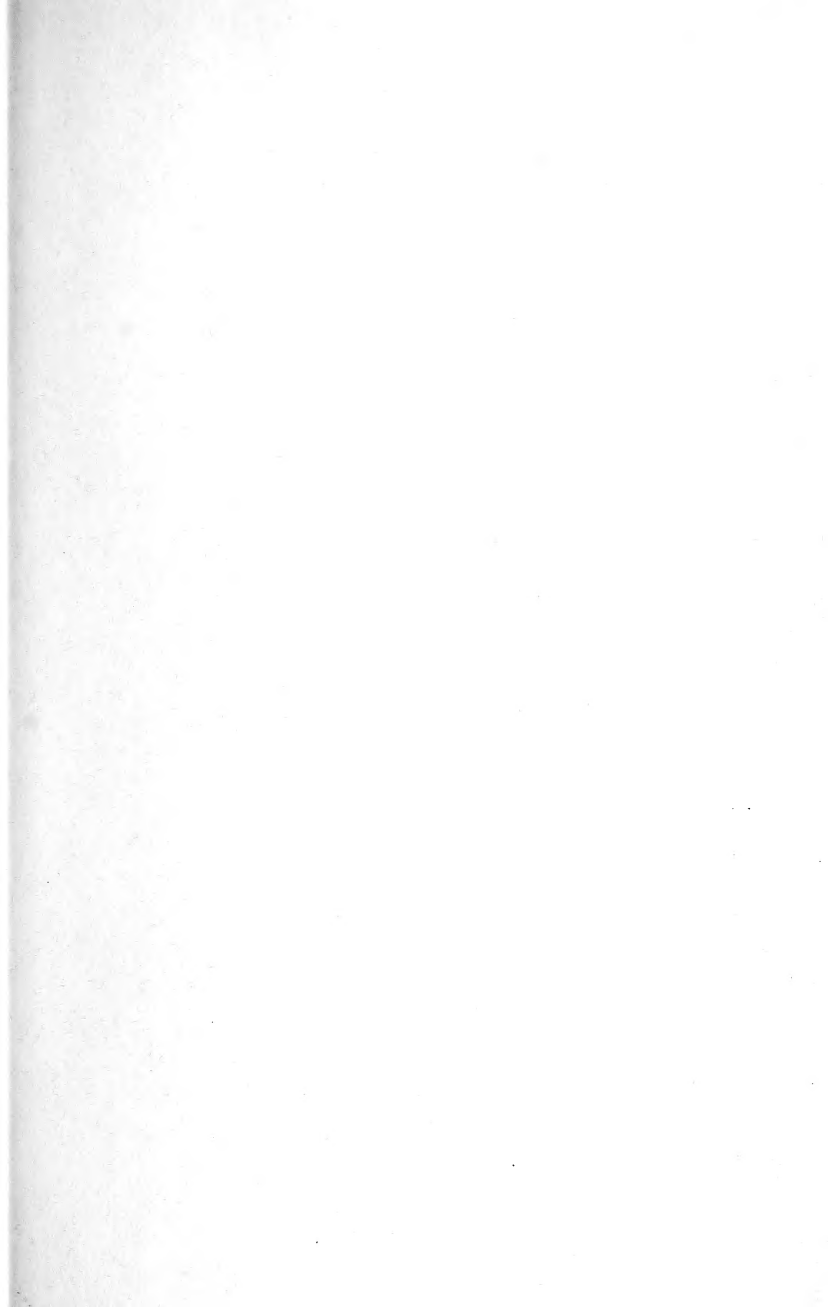
Fr. 24.—

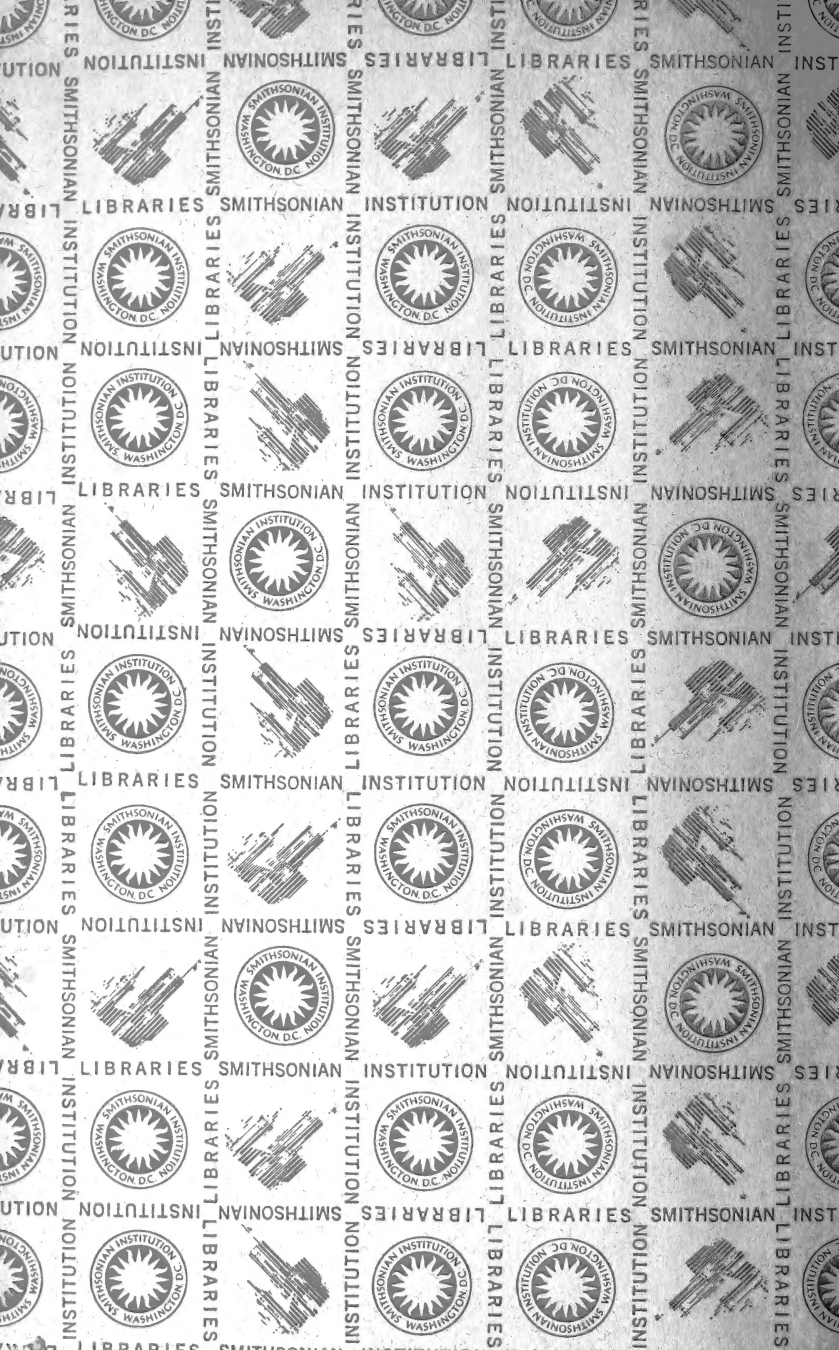
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

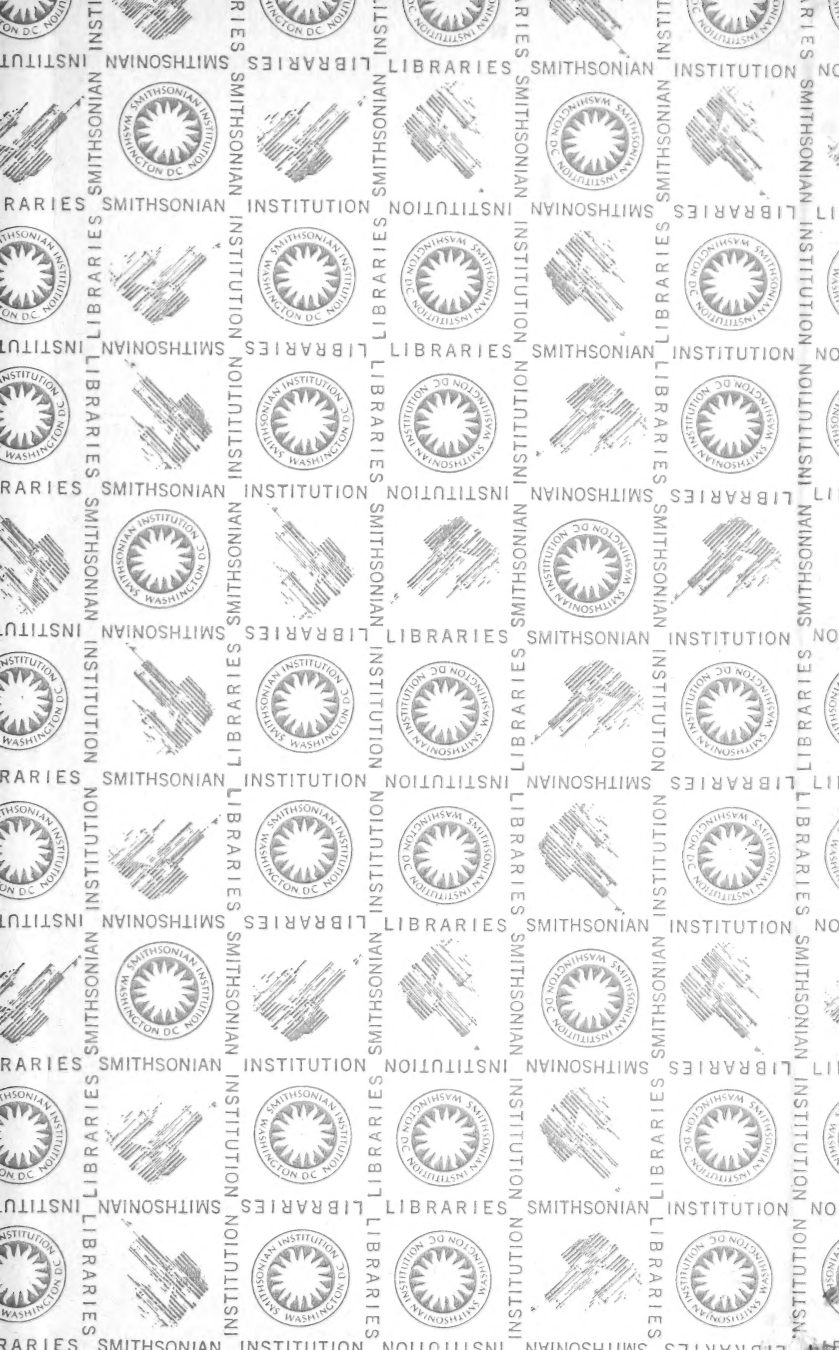
TOME 80 — FASCICULE 4

	Pages
WAGNER, G. Verfolgung von Brieftauben im Helikopter II. (Mit 6 Abbildungen)	727-750
WENT, Dirk F. Beziehungen zwischen Ovarkapazität, Mutterlarvenlänge und Nachkommenzahl bei der paedogenetischen Gallmücke <i>Heteropeza pygmaea</i> (Dipt., Itonididae). (Mit 4 Abbildungen) . .	751-761
· THALER, Konrad und Anton POLENEC. <i>Stygohyphantes</i> (?) <i>noricus</i> n. sp., eine neue Baldachinspinne aus Österreich (Arachnida, Aranei, Linyphiidae). (Mit 30 Abbildungen)	763-771
HLISNIKOVSKY, Josef. Beitrag zur Kenntnis der Liodidae/Coleoptera/Afrikas. (Mit 15 Abbildungen)	773-784
LISLE, Melchior O. de. Troisième note sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus. (Avec 11 figures dans le texte) . .	785-804
ŠILHAVÝ, Vladimír. Ein neuer Höhlen-Weberknecht aus Ceylon (Arach., Opiliones, Biantinae). (Mit 4 Abbildungen)	805-807
HUNKELER, Pierre. Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta. (Avec 36 figures, 1 planche et 10 tableaux)	809-930
SPEICH, Jürg. Untersuchungen über die embryonale Muskelentwicklung bei <i>Periplaneta americana</i> L. (Blattaria) und bei <i>Antheraea pernyi</i> Guer. (Lepidoptera). (Mit 9 Tafeln und 4 Abbildungen)	931-970
STOCKER, Reinhard. Die Entwicklung der ventralen Ganglienketten bei der Arbeiterinnenkaste von <i>Myrmica laevinodis</i> Nyl. (Hym., Form.). (Mit 8 Tafeln und 12 Abbildungen)	971-1029









SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1555